(AUS DER BIOLOGISCHEN STATION LUNZ)

ZUR KENNTNIS VON KÖRPERBAU UND LEBENSWEISE DER HELMINEN
(*Col. Dryopidae*)

POR

MAX BEIER
Wien

INHALTSÜBERSICHT:

1. ALLGEMEINES

Die Helminen werden als Unterfamilie zu den Dryopiden oder Klauenkäfern gestellt, mit denen sie vor allem die 5-gliedrigen Tarsen, deren auffallend verlängertes und kräftiges Endglied länger als die vorher-

gehenden Glieder zusammen ist und zwei grosse Klauen trägt, gemeinsam haben. Sie zeichnen sich durch kugelige Vorderhüften, nicht vergrösserte Hinterhüften, dünne, fast fadenförmige, 11-gliedrige Fühler und grösstenteils nahezu kahle Oberseite aus. Die kleinen, meist schwarzen oder dunkel metallischen Käfer sind über die ganze Erde verbreitet und leben fast ausschliesslich in rasch fliessenden Gewässern und Quellgerinnen, seltener auch in der Brandungs— oder Uferzone von Seen, sind aber Stigmenatmer. Sie halten sich auf und unter Steinen sowie in den Wassermoosen auf, wo sie mehr oder weniger träge umherklettern und sich phytophag ernähren. Ein Schwimmvermögen geht ihnen vollkommen ab. Auch die spindelförmigen bis gänzlich abgeflachten Larven führen die gleiche Lebensweise. Sie haben eine auffallend harte Kutikula, einen leicht geneigten Kopf mit jederseits 5 bis 6 dicht beisammenstehenden Ocellen, kurze, 3-gliedrige Fühler und ein klappenartig nach unten bewegliches Endsternit, über dem 3 Büschel von Tracheenkiemen austreten.

Ihre Anatomie und Biologie wurde bisher kaum genauer untersucht, obwohl gerade die eigenartige Oekologie der Helminen diesbezüglich recht interessante Verhältnisse vermuten liess. Ich widmete daher, einen schon lange gehegten Plan verwirklichend, die letzten Sommer, die ich an der Biologischen Station in Lunz verbrachte, dem Studium dieser kleinen Käfergruppe. Als Untersuchungsobjekte dienten mir die hier reichlich zur Verfügung stehenden Arten *Riolus cupreus* Müll., *Helmis maugei aenea* Müll., *Helmis latreillei* Bed., *Lathelmis volkmari* Panz. und *Esolus parallelopipedus* Müll. Wenn von der gesamten Anatomie nur die Ernährungsorgane und das Tracheensystem eingehender behandelt werden, so hat dies seinen Grund darin, dass gerade diese Organsysteme durch die Lebensweise besonders stark beeinflusst werden und die Kenntnis ihrer Beschaffenheit den Ablauf bestimmter, durch die Besonderheiten des Biotops bedingter Lebensfunktionen erst verständlich macht, während die anderen Organsysteme weniger stark ökologisch bedingt und daher auch weniger plastisch und variabel sind.

Die Tiere wurden meist in flachen Glasschalen mit etwa 50 cm^3 Wasser gehalten, in denen sie bei Vermeidung allzugrosser Erwärmung wochen— und monatelang am Leben blieben, ohne irgendwelche Mangelerscheinungen zu zeigen. Einzelne oder mehrere Versuchstiere hielten sich auch sehr gut in kleinen Schälchen von nur 5 cm^3 Inhalt. Selbstverständlich ist es notwendig, in die Gefässe ein mit Algen inkrustiertes Steinchen oder ein Moosstämmchen mit Algenaufwuchs zu geben, um den Tieren Halt und Nahrung zu bieten. Die Versuchsgefässe sind vor direkter Sonnenbestrahlung und der damit verbundenen Erwärmung zu schützen. Ein Bedecken der Schälchen kann bei den meisten Arten unterbleiben, da weder Larven noch Imagines das Wasser verlassen, solange der Aufenthalt in ihm für sie erträglich ist. Die Lebendbeobachtung und Sektion wurde unter dem ausgezeichneten Reichert'schen Stereomikroskop (MakK) ausgeführt.

2. OEKOLOGIE

a. DIE WOHNGEWAESSER

Helminen sind in fast allen fliessenden Gewässern des engeren Lunzer Gebietes vorhanden, doch ist eine deutliche Bindung gewisser Arten an bestimmte Gewässertypen festzustellen. Es ist bereits bekannt, dass *Riolus cupreus* Bäche bevorzugt, die Kalkboden durchfliessen. Die Art wäre somit hier überall zu erwarten, lebt aber tatsächlich nur im Seeausrinn in grosser Zahl. Ebenso kommen *Helmis maugei aenea* und *H. latreillei* fast niemals nebeneinander oder doch nicht in annähernd gleichem Zahlenverhältnis miteinander vor. Eine Charakteristik der einzelnen Biotope soll daher die Faktoren aufzeigen, die für das Vorhandensein der einen und das Fehlen der anderen Art verantwortlich zu machen sind. Untersucht wurden folgende Gewässer [1]:

Unterer Seebach (See-Ausrinn, 600 m): Breiter, besonnter Bach mit stellenweise stromschnellenartigem Charakter; Wassertiefe dort normal 5 bis 20 cm; Untergrund in den Stromschnellen grösstenteils felsig; Wassertemperatur im Laufe des Jahres zwischen 2 und 24°C schwankend (typisch sommerwarmer Bach); pH 7.9-8; Alkalinität 2.1-2.3. Grund mit dichten Rasen von *Cratoneuron commutatum* var. *irrigatum* Zett. un *Oxyrrhynchium rusciforme* Warnsd. bestanden. Leitformen: *Spongilla lacustris* John., *Ancylus fluviatilis* Bosc., *Gammarus pulex fossarum* Koch., *Perla bipunctata* Curt., *P. marginata* Lam., *Dinocras cephalotes* Curt., *Epeorus assimilis* Eat., *Habroleptoides modesta* Hag., *Ephemerella ignita* Poda, *Halesus digitatus* Schr., *Hydropsyche angustipennis* Curt., *Micrasema setiferum* Pict.; Planarien und alle anderen Kaltwasserformen fehlen. Helminen: *Riolus cupreus*

[1] Die Angaben über die chemischen und physikalischen Eigenschaften der Gewässer sind z. T. Stationsaufzeichnungen entnommen, die mir von Herrn Prof. Dr. F. Ruttner freundlichst zur Verfügung gestellt wurden. Auch die Namen der Leitformen entstammen z. T. früheren Aufnahmen. Der Sauerstoffgehalt wurde vernachlässigt, da er durchwegs 10 bis 11, maximal 11.78 Omg (Sauparkquelle) beträgt und diese geringfügigen Schwankungen keinen Einfluss auf die Faunenzusammensetzung ausüben.

Müll. (massenhaft), *Helmis maugei aenea* Müll. (vereinzelt), *Lathelmis volkmari* Panz. (sehr vereinzelt).

Oberer Seebach (600 m): Breiter, grösstenteils beschatteter, schnell fliessender Bach; Untergrund meist steinig (Kalk); Wassertemperatur im Sommer 6 bis 9°C, nur ausnahmsweise über 10°C, im Winter bis 2°C fallend (typisch sommerkalter Bach); pH 7.9-8; Alkalinität 2.3. Stellenweise Rasen von *Fontinalis antipyretica* und Büschel von *Hydrurus foetidus*; auf ersterem als Aufwuchs die Kaltwasserdiatomeen *Oncobyrsa rivularis* und *Cocconeis placentula*. Leitformen: *Planaria alpina* Dana, *Atractides anomalus* Koch, *Hygrobates titubans* Koen., *Megapus vaginalis* Koen., *Feltria rubra* Piers, *Lebertia maglioi* Thor., *Sperchon denticulatus* Koen., *S. glandulosus* Koen., *S. brevirostris* Koen. sowie die Larven von *Baetis, Perla, Ecdyurus, Rhyacophila* und anderen Kaltwasserformen. Helminen: *Helmis maugei aenea* Müll. (sehr zahlreich), *H. latreillei* Bed. (sehr vereinzelt).

Kanal bei und oberhalb der Kaskade (600 m): Etwa 5 m breiter, grösstenteils beschatteter, mässig schnell fliessender, bachartiger Wasserlauf; Grund grob steinig, mit feinem Schlick bedeckt; Temperatur wenig über 12°C ansteigend (sommerkaltes Gewässer); pH 7-8; Alkalinität 2.3. Auf den Steinen üppiger Bewuchs von *Fontinalis antipyretica* und *Vaucheria*; sehr reiches Tierleben. Leitformen: *Planaria alpina* Dana, *Gammarus pulex fossarum* Koch, *Iliocryptus sordidus* Liév., *Candona candida* Müll., *Piona disparilis* Koen., *Lebertia paradoxa* Walt., *Chaetopterygiopsis maclachlani* Stein, *Rhyacophila vulgaris* Pict., *Prodiamesa olivacea* Meig., *Brychius elevatus* Panz., *Hydroporus sanmarki* Sahlb., *Hygrobates titubans* Koch. Helminen: *Helmis maugei aenea* Müll. (massenhaft), *H. latreillei* Bed. (vereinzelt), *Esolus parallelopipedus* Müll. (vereinzelt), *Riolus cupreus* Müll. (sehr vereinzelt).

Schwarzlacke und Schwundstelle bei der Rainerquelle (1100 m): Breiter, verhältnismässig langsam strömender Bach, dessen Wasser aus dem eine kurze Strecke unterirdisch verlaufenden Abfluss des Obersees stammt und bald wieder im Gestein verschwindet; Untergrund grob steinig (Kalk); Wassertemperatus bis 22°C (sommerwarmer Bach); pH 7.8-8; Alkalinität 1.5-2. Sehr üppiger Moosbewuchs, meist von *Oxyrrhynchium rusciforme* Warnsd. Leitformen: *Microstomum lineare* Müll.,

Stenostomum leucops Dug. und zahlreiche andere Warmwasserformen, aber keine Planarien oder sonstige kaltstenotherme Arten. Helminen: *Helmis maugei aenea* Müll. (zahlreich), *Riolus cupreus* Müll. (vereinzelt), *Lathelmis volkmari* Panz. (vereinzelt).

Schreierbach (600 m): Kleines, schnell fliessendes, grösstenteils beschattetes Bächlein; Grund steinig (Kalk); Wassertemperatur (nahe der Quelle) 5.5 bis 7°C (sommerkalt); pH 7.8-8.2; Alkalinität 1.8 bis 2.2. Leitformen: *Planaria alpina* Dana, *Partnunia steinmanni* Walt., *Sperchon brevirostris* Koen., *Isogenus nubecula* Newm., *Philodina flaviceps* Bryce, *Ph. nemoralis* Bryce, *Philodinavus paradoxus* Murr. und andere Kaltwasserformen. Helminen: *Helmis latreillei* Bed. (zahlreich).

Kazimquelle (600 m): Abfluss des Quellteiches unter dem Überfall; breiter, reissender Bach mit steinigem Untergrund; stellenweise beschattet; Wassertemperatur meist 5.3 bis 8.3°C, selten bis etwa 10°C (sommerkalte Quelle); pH 7.7-8; Alkalinität 2.2-2.3. Steine mit Moosrasen (*Fontinalis*) und tuffartigen *Rivularien*-Krusten. Leitformen: *Planaria alpina* Dana, *Pericoma rivulare* Tonn. und andere kaltstenotherme Arten. Helminen: *Helmis latreillei* Bed. (zahlreich), *H. maugei aenea* Müll. (Imagines).

Schlegelbach (600 m): Kleines, schnell fliessendes, im Oberlauf zum Teil beschattetes Bächlein mit steinigem Grunde; Wassertemperatur im Oberlauf 3.9 bis 7.6°C, im besonnten Unterlauf bis etwa 12°C ansteigend; pH 7.9-8.1; Alkalinität 2.8-3. Leitformen: *Planaria alpina* Dana, *Partnunia steinmanni* Walt., *Protzia reticulata* Walt., *Drusus discolor* Ramb., *Silo piceus* Brauer. Helminen: *Helmis latreillei* Bed. (zahlreich), im wärmeren Unterlauf auch *H. maugei aenea* Müll.

Sauparkquelle (650 m): Kleines, schnell fliessendes, durchwegs beschattetes Waldbächlein (Dolomitquelle); Grund grob steinig (Kalk); Wassertemperatur meist 4.1 bis 6.4°C, jedoch bis etwa 10°C ansteigend (sommerkalte Quelle); pH 7.5-8.5; Alkalinität 2.7-3.1. Steine mit Eisenockerbelag und inkrustiertem, tuffartigem Rivularien-Bewuchs. Leitformen: *Canthocamptus pygmaeus* Sars, *C. zschokkei* Schm., *C. echinatus* Mraz., *Gammarus pulex fossarum* Koch, *Iliocypris bradyi* Sars. Helminen: *Helmis latreillei* Bed. (zahlreich), *H. maugei aenea* Müll. (Imagines).

Mayergraben (700 m): Kleiner, grösstenteils beschatteter Bach mit starkem Gefälle; Grund felsig oder grob steinig (Sandstein); Wassertemperatur bis 16°C, in heissen Sommern bis 18°C ansteigend (sommerwarmer Bach); pH 7.7; Alkalinität 3.2-3.5. Rivularien— und Oocardien-Aufwuchs mit spärlichen Sinterbildungen. Leitformen: *Polycelis cornuta* John., *Planaria alpina* Dana, *Rheotanytarsus* spec. und andere Formen kühlerer, aber nicht ausgesprochen sommerkalter Gewässer. Biocönose im allgemeinen artenarm. Helminen: *Helmis latreillei* Bed. (zahlreich), *H. maugei aenea* Müll. (Imagines).

Tuffquelle am Maisszinken unterhalb vom Perneck (700 m): Kleine, grösstenteils beschattete Waldrheokrene mit steinigem Grund (Sandstein); Temperatur bis 16°C (sommerwarme Quelle); pH 7.7; Alkalinität 4-4.5. Steinc mit dicken, tuffartigen *Oocardium*-Krusten. Leitformen: *Polycelis cornuta* John., *Gammarus pulex fossarum* Koch. Helminen: *Helmis latreillei* Bed. (zahlreich), *H. maugei aenea* Müll. (Imagines), *Esolus parallelopipedus* Müll. (vereinzelt).

Grubergraben (700 m): Kleiner, grösstenteils beschatteter Waldbach mit starkem Gefälle; Grund grob steinig (Sandstein); Temperatur bis etwa 16° C ansteigend (sommerwarmer Bach); pH 7.4-7.5; Alkalinität 4.3-5.3. Auf den Steinen Rivularien-Krusten. Leitformen: *Polycelis cornuta* John., *Planaria alpina* Dana, *Gammarus pulex fossarum* Koch. Helminen: *Helmis latreillei* Bed. (sehr zahlreich).

Bodingbach (600 m): Breiter, grösstenteils besonnter Bach mit starkem Gefälle und steinigem Untergrund; Temperatur bis 18° C (sommerwarmer Bach). Stellenweise üppige Rasen von *Oxyrrhynchium* und *Fontinalis*. Leitformen: *Gammarus pulex fossarum* Koch, *Halesus digitatus* L. und andere Arten wärmerer Bäche, aber keine Planarien. Helminen: *Riolus cupreus* Müll. (zahlreich), *Helmis maugei aenea* Müll. (zahlreich), *Esolus parallelopipedus* Müll. (vereinzelt), *E. angustatus* Müll. (sehr vereinzelt), *Lathelmis volkmari* Panz. (ziemlich häufig).

Ausserdem erhielt ich von Kollegen B. Pittioni zum Vergleich Material aus dem

Prollingbach bei Ybbsitz (500 m): Breiter Bach mit starker Strömung; Grund steinig (Kalk); Temperatur am Sammeltage (Ende Juni) etwa 12° C (dürfte also wenigstens bis 16° C au-

steigen). Stellenweise dichte Rasen von *Fontinalis antipyretica* und *Oxyrrhynchium rusciforme*. Keine Planarien. Helminen: *Helmis maugei aenea* Müll. (massenhaft), *Lathelmis volkmari* Panz. (vereinzelt), *Esolus parallelopipedus* Müll. (ziemlich häufig), *Riolus cupreus* Müll. (sehr vereinzelt).

Daraus ergeben sich für die einzelnen Arten folgende Biotope:

Riolus cupreus Müll. bewohnt ausschliesslich sommerwarme, möglichst besonnte, grössere Bäche mit reichlichem Moosbewuchs (Unterer Seebach, Bodingbach) und dringt nur vereinzelt in grössere Höhen (Schwarzlacke) oder in kältere Gewässer mit üppiger Moosflora vor (Kanal). Er meidet sommerkalte oder stark beschattete Bäche sowie solche ohne oder nur mit spärlichen submersen Moosen.

Helmis maugei aenea Müll. liebt kältere bis ausgesprochen sommerkalte, mässig besonnte oder beschattete grössere Bäche mit Moosbewuchs (Oberer Seebach, Kanal, Bodingbach, Prollingbach) und dringt nur vereinzelt in wärmere, stark besonnte Gewässer vor (Unterer Seebach), vertritt aber in warmen Gewässern grösserer Höhen (Schwarzlacke) den *Riolus cupreus*. In stark beschatteten Bächlein ohne submerse Moose (Sauparkquelle, Mayergraben, Tuffquelle) sind von ihr höchstens Imagines aufzufinden. Es ist daher anzunehmen, dass die Imagines dort fallweise einwandern, aber nicht zur Fortpflanzung schreiten.

Helmis latreillei Bed. bewohnt vorzugsweise stark beschattete, moosarme kleine Quellgerinne oder Waldbächlein (Schreierbach, Schlegelbach, Sauparkquelle, Mayergraben, Tuffquelle, Grubergraben) und findet sich auch in den kleinsten Rheokrenen noch häufig. In grösseren sommerkalten Bächen lebt sie nur vereinzelt (Oberer Seebach, Kanal). Sie meidet grössere, besonnte, sommerwarme Gewässer gänzlich.

Lathelmis volkmari Panz. tritt im Gebiet nur in grösseren, wärmeren Bächen auf (Unterer Seebach, Prollingbach) und ist auch dort niemals sehr häufig.

Esolus parallelopipedus Müll. schliesslich ist vorzugsweise im gleichen Biotop zu finden, kommt aber auch in kalten Bächen (Kanal) und kleinen Quellgerinnen (Tuffquelle) vereinzelt vor.

Ausgesprochen kaltstenotherm ist somit keine der genannten Arten, wenn auch manche Formen (*Helmis latreillei* und in geringerem Masse *H. maugei aenea*) kältere Gewässer offenkundig

bevorzugen. Gewisse Arten (*Riolus cupreus*) sind hingegen an wärmere Bäche gebunden. Ein wichtiger Faktor ist die Besonnung oder Beschattung des Wohngewässers. Alkalinität und Wasserstoffionenkonzentration haben hingegen, soweit sie sich in normalen Grenzen bewegen, keinen Einfluss auf das Vorhandensein oder Fehlen der oben genannten Arten. Ein gewisser Kalkreichtum des Wassers scheint allerdings für sie notwendig zu *sein*.

b. Die Lebensgewohnheiten

Innerhalb der Wohngewässer bevorzugen die einzelnen Arten bestimmte Aufenthaltsorte. Ganz allgemein gilt die Regel, dass sie fast ausschliesslich an den Stellen der stärksten Strömung zu finden sind, wo sich ja überhaupt das ganze Tier-und Pflanzenleben eines Baches konzentriert, während die Strecken geringerer oder schwacher Strömung stets verhältnismässig arm an Organismen sind. Es hängt dies, wie später noch auseinandergesetzt werden soll, damit zusammen, dass der für die Bachorganismen verwertbare Sauerstoff, also der physiologische Sauerstoffreichtum des Wassers, mit der Strömungsgeschwindigkeit zunimmt, auch wenn sich gleichzeitig der absolute Sauerstoffgehalt des Wassers nicht verändert.

In diesen Stromschnellen grösserer Bäche lebt *Riolus cupreus* als Larve und Imago nahezu ausschliesslich im üppigen submersen Moosbewuchs des felsigen Untergrundes oder der Steine seichter Stellen. Bei einer Wassertiefe von 15 oder 20 cm (Normalstand) ist bereits eine deutliche Abnahme der Individuenzahl festzustellen. Nur ausnahmsweise sind Imagines, niemals aber Larven dieser Art auch auf Steinen ohne Moosbewuchs anzutreffen. Die ausserordentlich trägen Larven halten sich entweder am Grunde des Moosbewuchses auf oder sitzen so auf den Moosstämmchen, dass ihr Kopf in eine Blattachsel zu liegen kommt (fig. 1). Da die Moosstämmchen in der Strömung flottieren, ist somit gleichzeitig auch die Orientierung des Larvenkörpers gegen die Strömung gegeben. Das Hinterende mit dem Branchialorgan wird meist etwas erhoben getragen, so dass es frei in die Strömung ragt.

Den submersen Moosrasen bevorzugen auch alle Entwicklungs-

stadien von *Helmis maugei aenea* als Aufenthaltsort, wenn sie auch nicht so streng an diesen Biotop gebunden sind wie die vorhergenannte Art, sondern sehr häufig auch an Steinen ohne Moosbewuchs anzutreffen sind (fig. 2). Die Art besiedelt daher auch

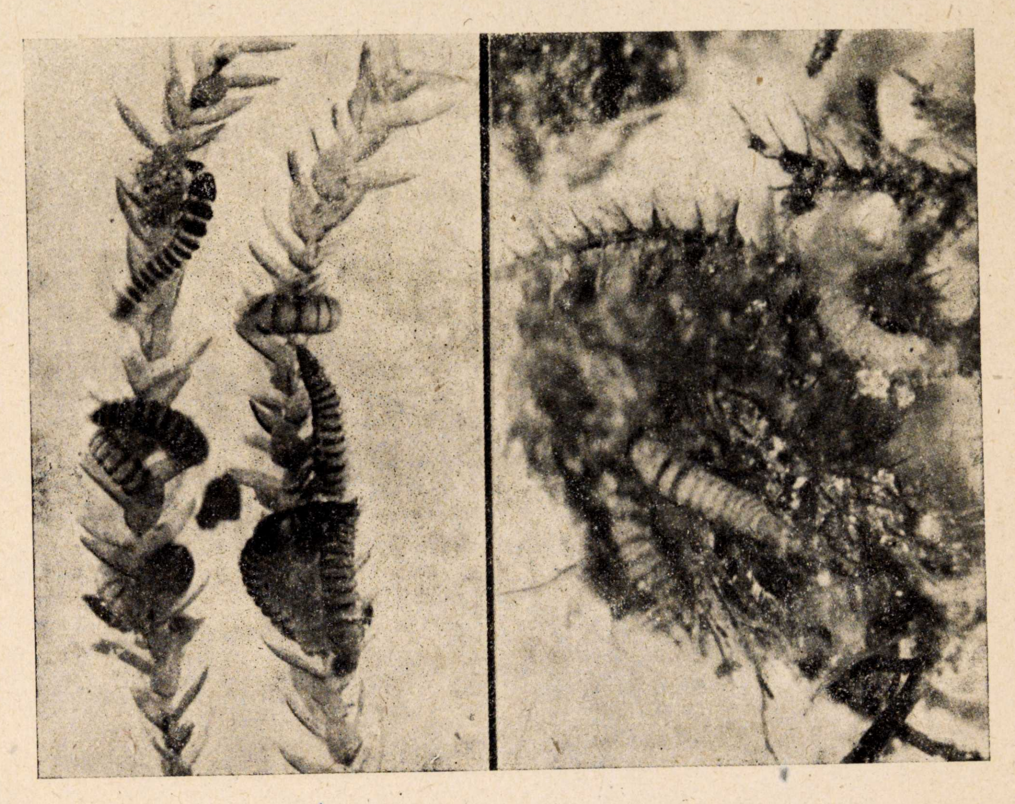


Fig. 1.—Erwachsene Larven von *Riolus cupreus* Müll. auf *Cratoneuron*. Die Larven haben im stehenden Wasser ihre charakteristische Stellung mit dem Kopf in einer Blattachsel zum Teil bereits aufgegeben.

Lebendaufnahme. (Romeis-Lupen-Kamera, 6fach lin.)

vegetationsarme Bachstellen oder Gewässer. Ihre Larven und Imagines sind wesentlich lebhafter als diejenigen von *Riolus,* verhalten sich aber sonst ganz ähnlich wie diese.

Ausschliesslich an Steinen leben hingegen die Larven und Imagines von *Helmis latreillei* (fig. 3), und zwar im allgemeinen nur an solchen, die einen entsprechenden Algenaufwuchs haben und auch bei Niedrigwasser überflutet sind. Der Grund hierfür ist in der verhältnismässig geringen Beweglichkeit der Tiere zu suchen, die es ihnen im Gegensatz zu den anderen lebhafteren

Bachbewohnern (Ephemeriden— und Plecopterenlarven) nicht gestattet, die nur für kurze Zeit bei Hochwasser überfluteten Steine vorübergehend zu besiedeln. Die Tiere sitzen vorzugsweise an Stellen, die nicht dem unmittelbaren Anprall der Strömung aus-

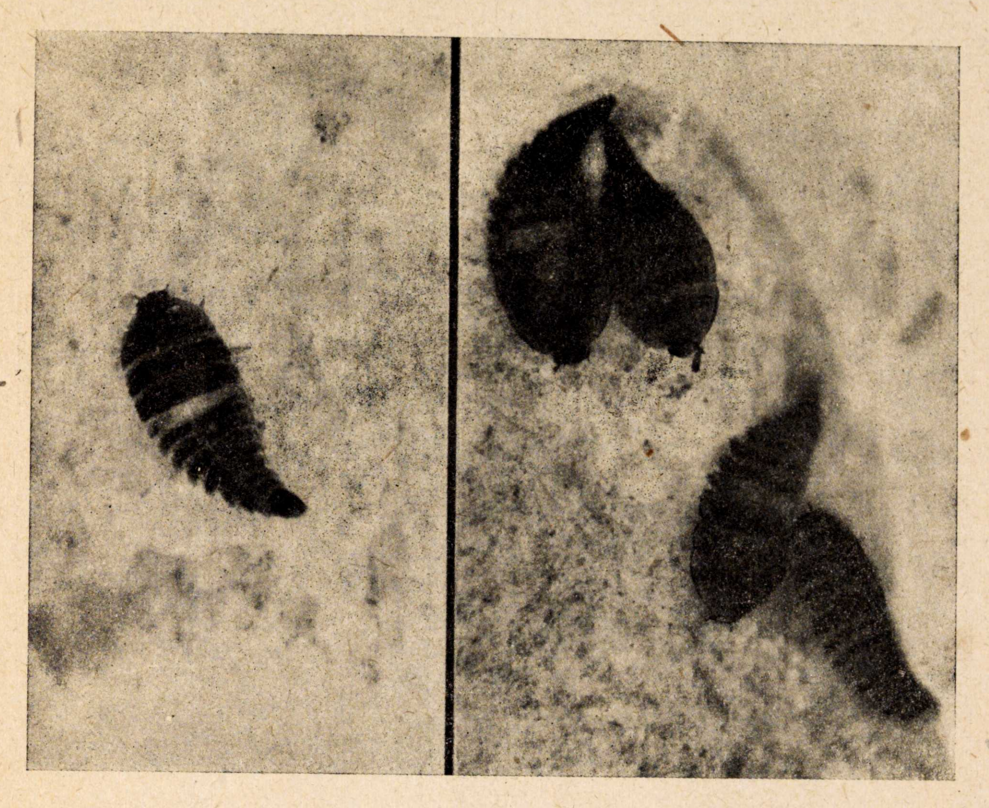


Fig. 2.—Erwachsene Larven von *Helmis maugei aenea* Müll. auf einem algenbewachsenen Stein. Charakteristisch für die Art ist das helle Querband.

Lebendaufnahme. (Romeis-Lupen-Kamera, 10fach lin.)

gesetzt sind, also an den Seitenflächen oder auf der Unterseite der Steine, soweit sie nicht direkt der Unterlage aufliegt, und in Vertiefungen der Oberseite. Sie verstehen es ausgezeichnet, sich in die kleinsten Vertiefungen zu drücken, um dem Anprall der Strömung zu entgehen, und halten höchstens das etwas erhobene Hinterende mit dem Branchialorgan in diese.

Auch *Lathelmis volkmari* findet sich meist an Steinen und nur selten im Moos, wo seine Larve fast nie anzutreffen ist. Der lebhafte *Esolus parallelopipedus* hingegen ist wiederum vorzugs-

weise ein Moosbewohner, doch sind seine Imagines und Larven auch an Steinen zu finden.

Es ist daraus ersichtlich, dass die Larvenform an sich keinen direkten Rückschluss auf den Aufenthaltsort der betreffenden



Fig. 3.—Erwachsene Larve von *Helmis latreillei* Bed. auf einem inkrustierten Stein.

Lebendaufnahme. (Romeis-Lupen-Kamera, 10fach lin.)

Art gestattet. Die spindelförmigen Larven von *Riolus cupreus* leben zwar ausschliesslich im Moos und die extrem abgeflachten von *Helmis latreillei* nur auf Steinen, doch bevorzugen andererseits die ebenso flachen Larven von *Helmis maugei aenea* den Aufenthalt im Moos und finden sich die spindelförmigen von *Lathelmis volkmari* an Steinen. Allerdings ist nicht zu leugnen, dass die abgeflachte Larvenform eine sehr gelungene Anpassung an das Leben in rasch fliessenden Gewässern darstellt. Wie schon

Steinmann (1915) treffend bemerkt, werden die breiten, unterseits flachen, oberseits leicht gewölbten, stromlinienförmigen kleinen Larven von der Strömung geradezu an die Unterlage gepresst. Diese anpressende Wirkung der Strömung wird noch durch die flachen, flügelartig abstehenden Paratergitfortsätze, die sich an die Unterlage anschmiegen, erhöht. Ausserdem tragen die Paratergitfortsätze breite, gefiederte, sich teilweise überdekkende Randborsten, die sich ebenfalls der Unterlage anschmiegen und geradezu als Kontaktborsten zu bezeichnen sind. Sie bilden gewissermassen ein kontinuierliches, abdichtendes Band zwischen Körperseiten und Unterlage, das nur durch die etwas vorstehenden Beine unterbrochen wird, und vergrössern gleichzeitig die Adhäsionsfläche, mit deren Umfang die Widerstandskraft gegen die verschwemmende Wirkung der Strömung wächst. Auf diese Weise sind die schwimmunfähigen Larven gegen die Gefahr der Unterspülung und der dann unvermeidlichen Loslösung von der Unterlage und Fortschwemmung weitestgehend geschützt. Tatsächlich lassen sich auch die Larven, deren Beine durchaus keine idealen Klammerorgane darstellen, auf der Unterlage wohl leicht verschieben, aber nur verhältnismässig schwer von ihr loslösen. Anders ist das bei den ebenfalls schwimmunfähigen Imagines, die sich mit ihren kräftigen Klauen wirkungsvoll zu verankern vermögen. Im Hinblick auf den Biotop einigermassen überraschend ist allerdings der sich bei jeder Beunruhigung auslösende Totstellreflex, der z. B. bei *Helmis* und *Esolus* deutlich ausgeprägt ist, bei *Riolus* hingegen fehlt.

Für die Wahl des Aufenthaltsortes nicht unwesentlich ist auch das bei den einzelnen Arten verschiedene Verhalten dem Lichte gegenüber, das allerdings nur bei den Imagines deutlich ausgeprägt ist, wogegen die Larven diesbezüglich mehr oder weniger indifferent sind. So zeigt *Riolus cupreus* einen ausgesprochen positiven Phototropismus, der sich schon in der Vorliebe für besonnte Wohngewässer ausdrückt und bei Tieren im Versuchsgefässe, die sich stets auf der belichteten Seite sammeln, besonders deutlich wird. *Helmis* und in besonderem Masse *H. latreillei* sowie auch *Esolus parallelopipedus* sind hingegen ausgesprochen negativ phototropisch ; sie suchen stets den Schatten auf und ändern dieses Verhalten nur bei einer längeren Reihe trüber Tage.

Das Verhalten dem Lichte gegenüber hängt innig mit dem

Wärme bezw. Kältebedürfnis der einzelnen Arten zusammen. Auch diesbezüglich sind deutliche Unterschiede festzustellen. So bewohnt *Riolus cupreus*, wie schon erwähnt, ausschliesslich sommerwarme Bäche. Sein Temperaturoptimum liegt zwischen 12 und 20°C[1]. Er fühlt sich aber auch bei wesentlich tieferen oder höheren Temperaturen noch wohl und seine Lebensfunktionen sind im März oder April bei einer Wassertemperatur von 6 bis 8° C ebensowenig gehemmt wie im August bei einer solchen von 19 bis 24°. Erst bei einer Temperatur unter 4° C oder über 28° C, welch letztere im natürlichen Biotop jedoch nie erreicht wird, machen sich deutliche Ausfallserscheinungen bemerkbar, indem eine gewisse Kältestarre einsetzt bezw. Sauerstoffmangel eintritt, der schliesslich zum Tode führt, wobei sich die Imagines im allgemeinen empfindlicher erweisen als die Larven. Die Art ist also als ausgesprochen eurytherm zu bezeichnen. Bei *Helmis maugei aenea* ist das Temperaturoptimum etwas enger begrenzt und liegt wesentlich tiefer, nämlich etwa zwischen 6 und 12° C, doch verträgt auch diese Art grosse Temperaturschwankungen, wenngleich die obere Läthalgrenze schon bei ungefähr 25° C erreicht wird. Aehnliche Werte gelten auch für *Helmis latreillei*, deren Temperaturoptimum mit etwa 5 und 10° C zu begrenzen ist, die sich jedoch auch noch bei 16° C sehr wohl fühlt und besonders als Larve Wärmegrade bis zu 20° C und mehr verträgt, bei denen die meisten anderen Mitglieder der Biocönose bereits längst zugrunde gegangen sind. Auch diese verhältnismässig kälteliebenden Arten sind also durchaus nicht als ausgesprochen stenotherme Kaltwassertiere zu bezeichnen, wie das vielfach geschehen ist.

Da sämtliche Entwicklungsstadien (mit Ausnahme des 1. Larvenstadiums) das ganze Jahr über im Wohngewässer anzutreffen sind, bedingt der Eintritt einer Kältestarre bei einer Wassertemperatur von 2 bis 3 (*Helmis*) oder 4° C (*Riolus*) die Einschaltung einer Winterruhe. Nach Bollow (1941) und anderen Autoren sollen sich die Tiere während derselben, vielfach in grösserer Zahl vereinigt, unter Steinen und dergleichen aufhalten. Diese Neigung zur Geselligkeit ist aber bei manchen Arten durchaus nicht

[1] Die Angaben beziehen sich auf das Material des Lunzer Gebietes und können bei anderen Populationen vielleicht geringfügige Abweichungen zeigen.

nur auf die Winterzeit beschränkt. Bei *Riolus cupreus* ist vielmehr in allen Entwicklungsstadien ein deutlicher Aggregationstrieb festzustellen. Nicht selten kann man im Moosbewuchs eines Steines von 2 × 2 × 3 cm Grösse 20 oder mehr Larven zählen und auch in den Beobachtungsgefässen sammeln sich die Larven und Imagines mit Vorliebe an bestimmten Stellen. Weniger deutlich tritt dies bei *Helmis* in Erscheinung, doch fällt auch hier oft der dichte Besatz gewisser Steine mit Larven und Imagines auf, während unmittelbar daneben liegende Steine von gleicher Beschaffenheit frei von Tieren sind. Diese Ansammlungen können also nicht allein auf die allgemeine Besiedlungsdichte oder auf die Licht— und Ernährungsverhältnisse zurückzuführen sein.

Gegen Austrocknung sind nicht nur die Larven, sondern auch die Imagines trotz ihres recht festen Chitinpanzers sehr empfindlich ; beide gehen in völlig trockener Umgebung sehr bald zugrunde und halten sich ausserhalb des Wassers nur auf feuchter Unterlage auch mehrere Tage. Erstere verlassen deshalb —ausgenommen zur Verpuppung— niemals ihr Wohngewässer und sind höchstens an Regentagen auf den über Wasser ragenden Teilen der Steine des Bachbettes anzutreffen, wo sie den durch den Niederschlag zur Vegetation gebrachten Algenbewuchs abweiden. Aber auch die Imagines sind ausserordentlich standortstreu. Selbst die geflügelten *Helmis*-Arten verlassen ihr Wohngewässer wohl nur ganz ausnahmsweise und ziehen sich, wie ich einwandfrei feststellen konnte, bei zeitweiliger Austrocknung desselben lieber unter tief eingebettete Steine oder mehrere Zentimeter tief in den Schotterbelag des Bachbettes zurück, wo sie in feuchter Umgebung ebenso wie die Larven eine Trockenruhe halten, bevor sie sich ihrer Flugorgane bedienen und andere Gewässer aufsuchen. Abendliche Schwärmflüge, die Bollow (1941) erwähnt, konnte ich niemals beobachten und halte sie bei unseren Arten auch für unwahrscheinlich. Übrigens ist bei den von mir untersuchten Arten auch die von Segal (1933) behauptete Korrelation zwischen der Ausbildung der Alae und der Biologie durchaus nicht so eng und offenkundig, wie sie von dem genannten Autor dargestellt wird. Wohl hat *Helmis latreillei* als Bewohner kleiner Bächlein und Quellgerinne gut entwickelte Alae, doch besitzt auch *H. maugei aenea,* die vor allem in grösseren Bächen lebt, gut ausgebildete Flugorgane ; andererseits ist *Rio-*

lus cupreus nahezu vollkommen flügellos und doch besteht zwischen den von ihm und von *Helmis maugei aenea* bewohnten Bächen hinsichtlich der Wasserführung und der Strömungsgeschwindigkeit kaum ein Unterschied. Es kann also für die Reduktion der Alae jedenfalls nicht die Abnahme der Strömungsgeschwindigkeit verantwortlich gemacht werden.

3. ERNAEHRUNGSORGANE UND ERNAEHRUNG

a. Die Mundwerkzeuge der Larven

Die Mundwerkzeuge der Larven stellen die Kombination eines kauenden und bürstend-kratzenden Typus dar. Sie sind wohl innerhalb der Gruppe nach dem gleichen Schema gebaut, weisen aber doch bei den einzelnen Arten gewisse charakteristische Unterschiede auf.

Die Mandibeln (fig. 4) sind im allgemeinen gedrungen und annähernd schalenförmig. Ihr Molarteil ist nur distal mit einigen stumpfen Zähnen bewehrt, besteht in der Hauptsache aus einem dünnen, scharfen Schaber und endigt proximal mit einer glatten Kaufläche (Mola). Die ventrokaudalwärts offene Höhlung der Schale ist zum Teil mit einer weichen Bürste ziemlich langer Haare besetzt. Stets ist eine lange, borstenförmige, allseits gefiederte Lacinia mobilis vorhanden, die gegen die Medianlinie weist.

Bei *Riolus* (fig. 4, d) sind die Mandibeln viel kräftiger gezähnt nnd stärker behaart als bei *Helmis* und *Lathelmis,* doch ist ihre Lacinia mobilis wesentlich kürzer. *Helmis latreillei* (fig. 4, b) wiederum unterscheidet sich von *H. maugei aenea* (fig. 4, a) durch gedrungenere Mandibeln mit relativ kürzeren Endzähnen und konvexen Rand des schabenden Molarteiles. Ausgesprochen dreiekkig und mit einer sehr langen Lacinia mobilis versehen sind die Mandibeln von *Esolus parallelopipedus* (fig. 4, c), die am Ende nur in zwei Zähne auslaufen, während *Helmis* 3 und *Riolus* 4 Zähne besitzen.

Sehr charakteristisch sind die Maxillen gestaltet (fig. 5). Ein kurzer Cardo mit zum Teil (*Helmis*) auffallend langem, zapfenförmigen Gelenkpunkt trägt einen langen Stipes, der sich ohne

deutliche Gliederung in die lappenförmige Lacinia fortsetzt. Diese und die kurze Galea sind bei *Riolus* und *Lathelmis* mit reihig gestellten, langen, kräftigen und leicht gekrümmten Borsten besetzt, die einen vorzüglichen Kehrapparat bilden (fig. 5, c). Bei *Helmis maugei aenea* trägt die Lacinia drei an ihrem Ende kral-

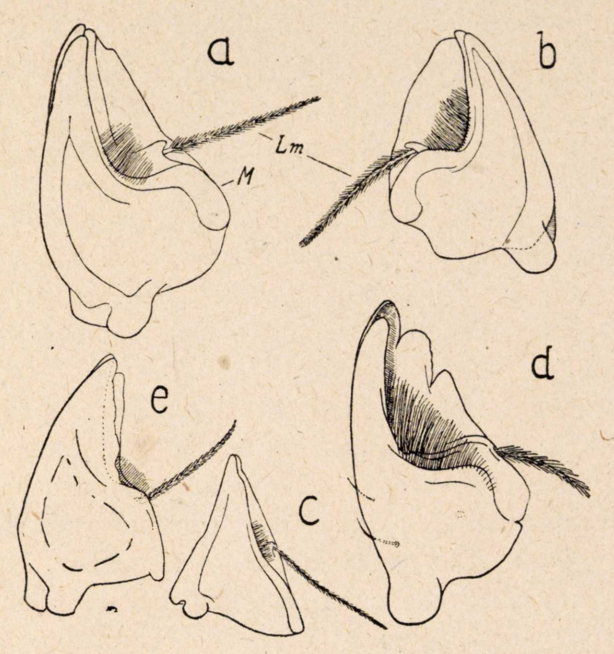


Fig. 4.—Mandibeln der Larven von *a*), *Helmis maugei aenea* ; *b*), *H. latreillei* ; *c*), *Esolus parallelopipedus* ; *d*), *Riolus cupreus* ; *e*), *Lathelmis volkmari*.—*Lm* = Lacinia mobilis, *M* = Mola.

lenförmig gebogene, sehr kräftige Borsten, während alle distal davon stehenden Borsten sowie diejenigen der Galea einfach und gerade sind (fig. 5, a). *Helmis latreillei* (fig. 5, b) besitzt ebenso wie *Esolus parallelopipedus* (fig. 5, d) überhaupt nur einfache, ziemlich zarte Börstchen, die in ihrer Gemeinschaft ein bürsten— oder pinselförmiges Organ bilden. Der Palpus ist kurz und bei *Helmis* sowie *Esolus* 2—, bei *Riolus* 3— gliederig.

Im Labium (fig. 5) sind Submentum und Mentum meist nicht deutlich getrennt, letzteres ist meist mehr oder weniger häutig. Die unpaarige Glossa ist dicht mit Sinnesorganen besetzt, der

Labialpalpus stets nur zweigliederig und sehr kurz. Bei *Esolus* ist das Labium auffallend schmal. Das Endglied der Labialtaster

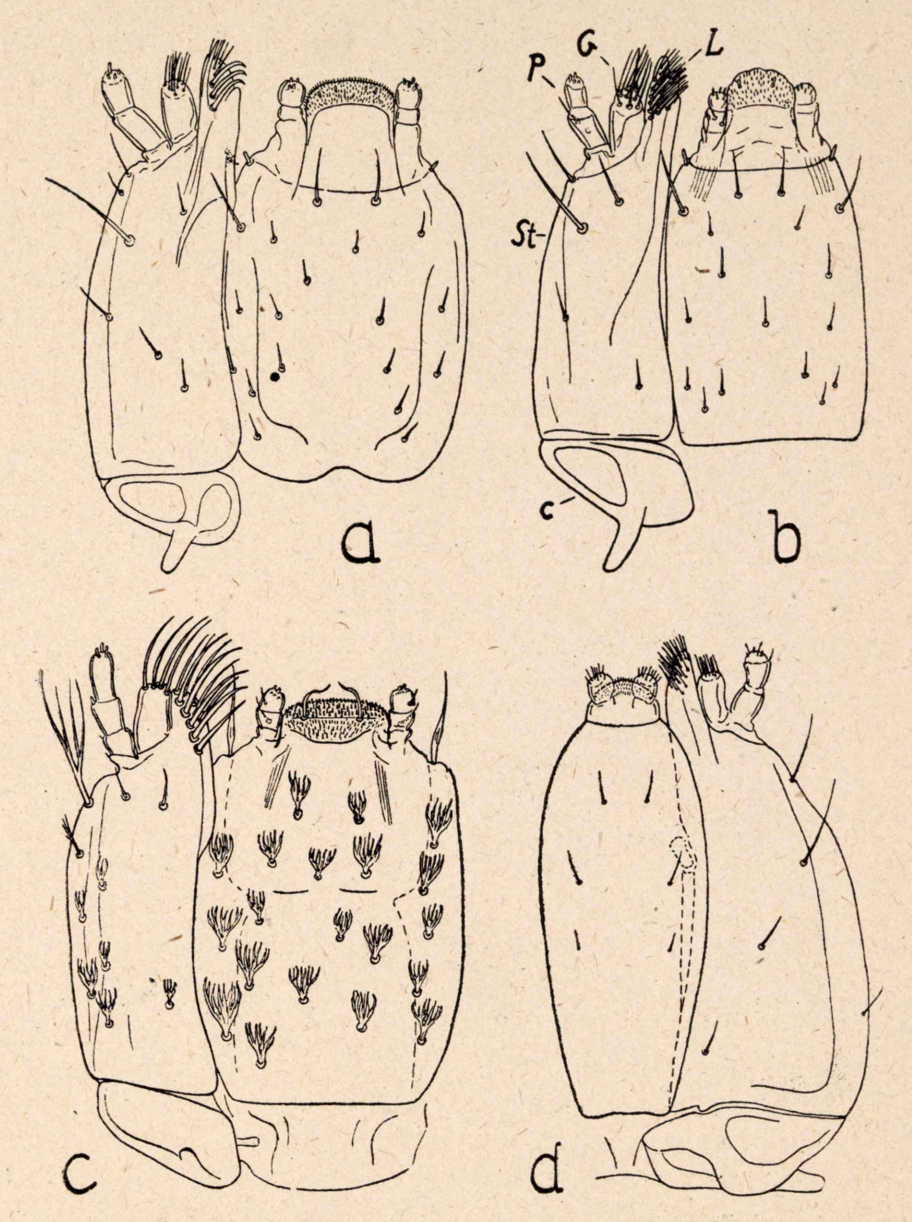


Fig. 5.—Maxille und Labium der Larven von *a*), *Helmis maugei aenea*; *b*), *H. latreillei*; *c*), *Riolus cupreus*; *d*), *Esolus parallelopipedus*.—*G* = Galea, *L* = Lacinia, *P* = Palpus, *St* = Stipes, *C* = Cardo der Maxille.

ist hier im Gegensatz zu den anderen Arten mit ziemlich langen Börstchen besetzt.

b. Die Mundwerkzeuge der Imagines

Die imaginalen Mundwerkzeuge entsprechen funktionell dem larvalen Typus, zeigen aber verschiedene, meist sehr hohe Spezialisationsgrade.

Die ein wenig asymmetrisch gebauten Mandibeln (fig. 6) sind

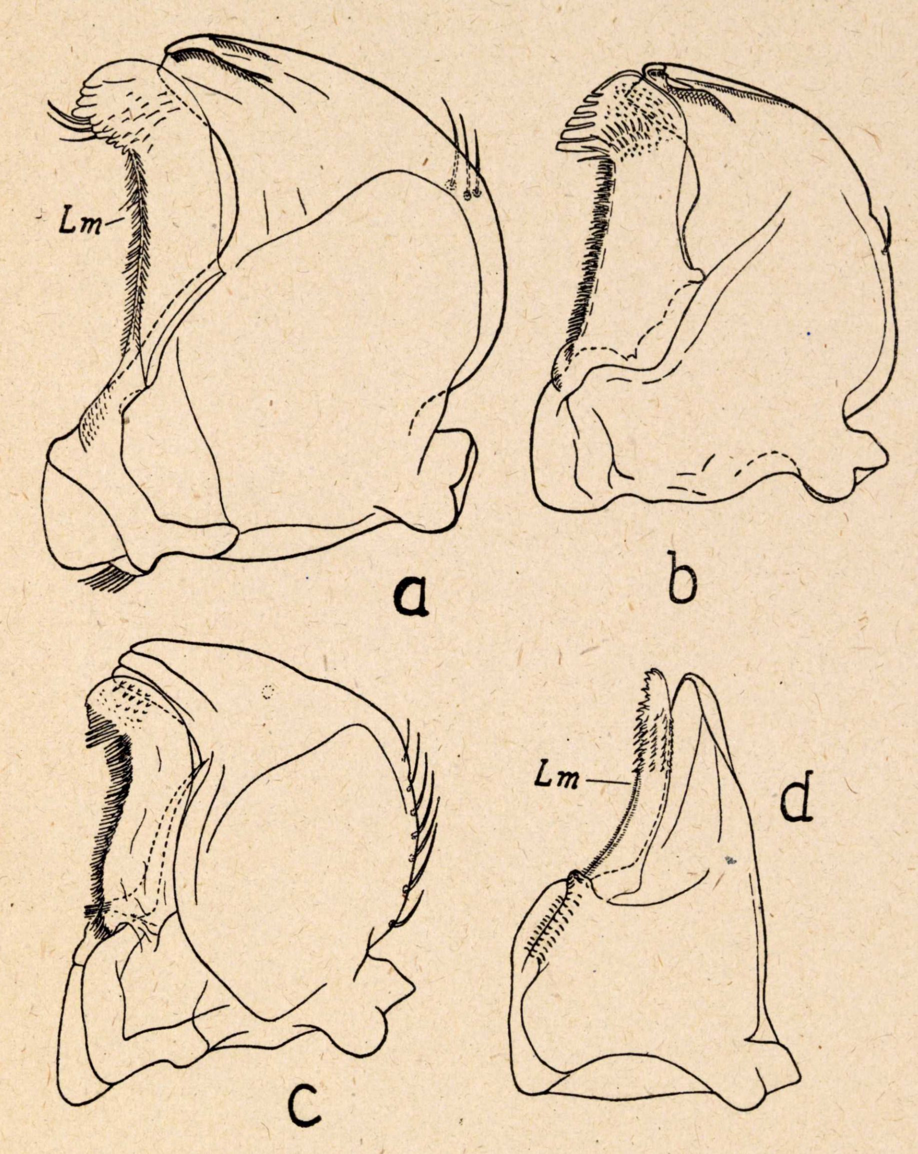


Fig. 6.—Mandibeln der Imago von *a*), *Helmis maugei aenea*, *b*), *Riolus cupreus* ; *c*), *Lathelmis volkmari* ; *d*), *Esolus parallelopipedus*.—*Lm* = Lacinia mobilis.

meist (*Helmis, Riolus, Lathelmis*) gedrungen und nur bei *Esolus* verhältnismässig schlank. Ihr medianwärts gekrümmter, selten (*Esolus*) gerader Distalabschnitt ist am Ende hohlmeisselartig (*Helmis, Riolus, Lathelmis*) gestaltet und nur sehr schwach gezähnt oder (*Esolus*) nach Art eines Kratzlöffels gebildet. Proximalwärts sind keine Zähne entwickelt. Die Mola ist gewöhnlich (*Helmis, Riolus, Lathelmis*) auf die Basis der Mandibel beschränkt und bildet hier nur eine kleine, quergeriefte Kaufläche. Nur bei *Esolus*, wo überhaupt der ganze Basalteil kräftiger entwickelt ist, nimmt die Mola eine verhältnismässig grössere Fläche ein. In die Höhlung der Mandibel schmiegt sich eine auffallend grosse, bis zu deren Spitze reichende, zarthäutige Lacinia mobilis. Diese ist am Innenrande der ganzen Länge nach fein fransenartig gefiedert und bildet so eine zarte Bürste. Ihr Distalabschnitt ist besonders bei *Riolus, Helmis* und *Lathelmis* durch gröbere und längere Fiedern sowie durch feine Börstchen oder Dörnchen auf der Fläche ausgezeichnet.

Von besonderem Interesse sind die Maxillen, deren verschiedene Spezialisationsstufen eine schöne Anpassungsreihe bilden (fig. 7). Am einfachsten sind sie bei *Esolus* (fig. 7, d) gestaltet, indem Lacinia und Galea noch wenig modifiziert erscheinen. Erstere ist noch schlank, medial zweizeilig beborstet und trägt am Ende 2 Reihen von krallenartig gebogenen, stumpfen Borsten, die infolge ihrer dichten Stellung als Kratzer fungieren. Die Galea ist noch verhältnismässig klein, flach und oval, distal nur schwach beborstet, der Palpus 3-gliederig. Bei *Riolus* (fig. 7, b) ist bereits eine deutliche Verbreiterung der Lacinia festzustellen. Sie trägt am Ende 4 Reihen von Krallenborsten, wobei die Länge der Borsten von Reihe zu Reihe derart zunimmt, dass die krallenartigen, aber stumpfen Borstenenden einander übergreifen. Die erste Reihe setzt sich aus etwa 5, die 2.und 3.aus je 11, die letzte aus 6 Borsten zusammen. In ihrer Gesamtheit bilden sie einen Kehrapparat. Bei *Helmis* (fig. 7, a) ist dieser noch weiter vervollkommnet, indem hier die Zahl der Borstenreihen auf 5, die der Einzelborsten jeder Reihe (bei *H. maugei aenea*) auf 14, 24, 34, 17 und 11 vermehrt ist. Die Borsten der 3 ersten Reihen stehen so dicht, dass sie eine geschlossene Einheit bilden. Die Lacinia selbst ist stark flächig verbreitert. Aehnlich beborstet ist auch die Lacinia von *Lathelmis* (fig. 7, c).

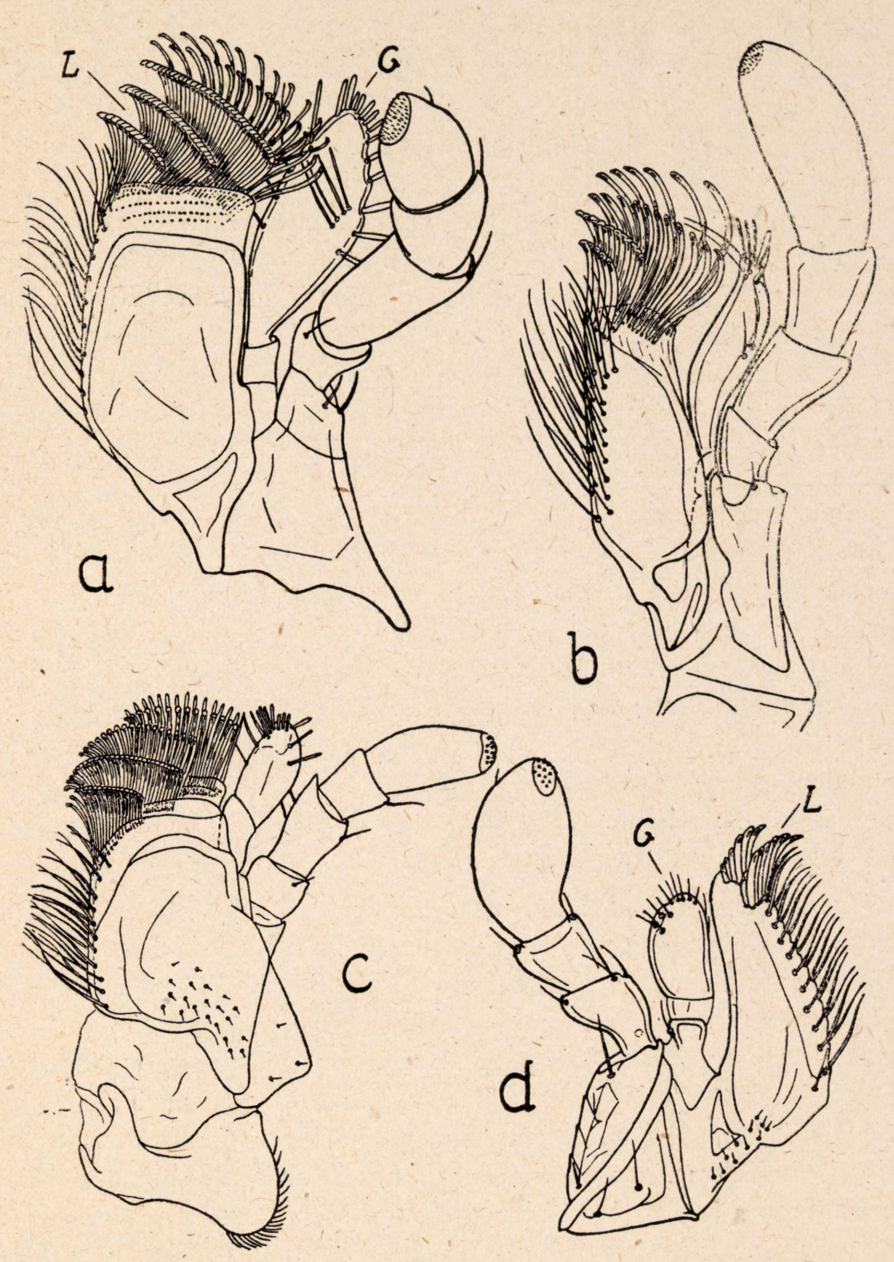


Fig. 7.—Maxillen der Imago von *a*), *Helmis maugei aenea*; *b*), *Riolus cupreus*; *c*), *Lathelmis volkmari*; *d*), *Esolus parallelopipedus*.—*G* = Galea, *L* = Lacinia.

Hand in Hand mit dieser fortschreitenden Spezialisation der Lacinia geht auch eine Veränderung der Galea, die sich stark vergrössert und gleichzeitig ebenfalls flächig verbreitert. Sie ist bei *Riolus* schwach S-förmig gebogen und annähernd bananenförmig, bei *Helmis* aber schon spatelförmig. Bei letztgenannter Gattung wird ihre Fläche ausserdem noch durch randständige Flachborsten vergrössert. Es besteht offenbar die Tendenz, die Galea funktionell mit der Lacinia zu einer Einheit zu verschmelzen, derart, dass beide Glieder gemeinsam einen flächenhaften ventralen und seitlichen Abschluss des Mundes bilden, um einerseits die aus einzelligen Algen bestehende feinkörnige Nahrung nicht zu verlieren, andererseits das mit ihr aufgenommene Wasser wie durch ein Sieb abseihen zu können. Einzelne bei *Riolus* und *Helmis* von der Fläche der Galea aufstehende lange Borsten haben zweifellos die Aufgabe, die komplizierte Kratzbürste der Lacinia von anhaftenden Fremdkörperchen zu befreien. Nur bei *Lathelmis* ist die Galea trotz hoher Spezialisation der Lacinia verhältnismässig wenig umgebildet und noch annähernd tasterförmig mit kurz gebliebenem Endgliede. Der Palpus von *Riolus*, *Helmis* und *Lathelmis* ist 4gliederig, der von *Esolus* 3-gliederig.

Das Labium ist deutlich in Submentum und Mentum gegliedert. Die Glossa ist quergestellt und dicht mit Börstchen und verschiedenartigen Sinnesorganen besetzt. Sie endigt seitlich in mehr oder weniger langen, dicht beborsteten Zipfeln. Der Labialpalpus ist stets 3gliederig. Sein Palpifer, der laterodistal immer eine Gruppe langer Borsten (Bremsborten) trägt, ist bei *Esolus* und *Riolus* noch paarig, bei *Helmis* und *Lathelmis* hingegen in der Medianebene verwachsen.

c. Der Verdauungskanal

Der Darmkanal der *Larven* verläuft nahezu gerade durch den Körper und ist nur im Abdomen leicht S-förmig gekrümmt. Auf den ziemlich langen, bei *Helmis* im Endteil mit feinen Dörnchenkämmen ausgekleideten Oesophagus folgt ein an der Grenze von Pro- und Mesothorax gelegener, muskulöser und recht kompliziert gebauter Kaumagen. Dessen Innenwandung ist mit 6 ringförmig angeordneten Reihen verschieden gestalteter Chitingebilde

ausgestattet (fig. 8). Die vorderste Reihe besteht aus ziemlich langen und besonders bei *Helmis* kräftigen Borsten (1), die stets zu zweit von einer gemeinsamen Basis entspringen. Sie ragen zwischen die Chitingebilde der zweiten Reihe hinein. Diese sind dicht stehende, dreieckige Zähnchen (2), die bei *Helmis* kräftiger als bei *Riolus* und durch Granulationen verstärkt sind. Die 3. Ring-

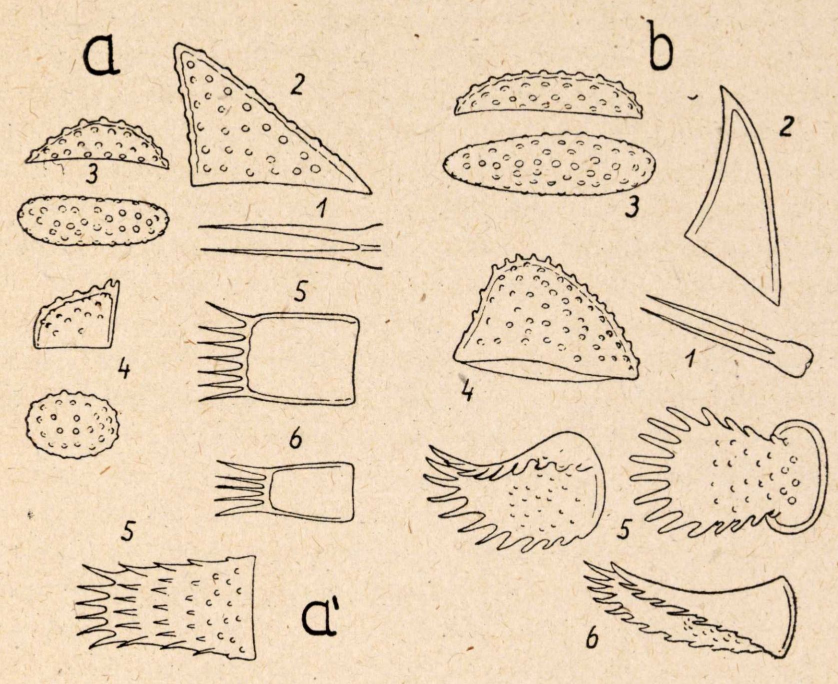


Fig. 8.—Zähne aus dem Kaumagen der Larve von *a*), *Helmis latreillei* ; *a'*), *H. maugei aenea* ; *b*), *Riolus cupreus*.— Die Ziffern *1* bis *6* bedeuten die Reihe, aus der der betreffende Zahn stammt.

reihe setzt sich aus langovalen, flachen, gekörnten Buckeln (3) zusammen, die 4. aus bedeutend höheren, im Grundriss rundlichen, scharf granulierten Höckern (4), die bei *Riolus* wesentlich grösser als bei *Helmis* und mit fast zapfenförmigen Erhebungen besetzt, bei *Esolus* sogar stark gezähnt sind. In der folgenden Reihe stehen bei *Helmis latreillei* ziemlich dünne, rechteckige Chitinplättchen (5), deren in das Lumen des Kaumagens ragender freier Rand mit mehreren spitzigen, langen Stacheln bewehrt ist. Ganz ähnliche, aber kleinere und schmälere, meist trapezförmige Plättchen bilden auch die letzte Reihe (6). Bei *Helmis*

maugei aenea finden sich an Stelle dieser Plättchen zungenförmige, in der ganzen distalen Hälfte mit Stacheln, basal mit Körnern versehene Gebilde. Auch *Esolus* hat bestachelte, aber wesentlich kürzere Kauzähne in der 5.Reihe. Bei *Riolus* hingegen setzen sich die beiden letzten Reihen aus kräftigen, handförmigen Chitingebilden zusammen, die am ganzen Rande mit fiederförmig ausstrahlenden, distal länger werdenden stumpfen Stacheln und auf der Fläche mit Körnchen besetzt sind. Während also bei *Helmis latreillei* die mechanische Aufarbeitung der Nahrung vorwiegend im oralen Abschnitt des Kaumagens erfolgt, hat bei *Riolus* auch noch die kaudale Kaumagenhälfte einen wesentlichen Teil dieser Arbeit zu leisten. Einen Übergang zwischen diesen beiden Typen bildet *Helmis maugei aenea,* indem hier zwar ebenfalls die oralen Zähne besonders kräftig entwickelt sind, gleichzeitig aber auch die weiter kaudal stehenden Chitinzungen eine bessere Ausbildung erfahren haben. Es hängt dies zweifellos mit der Art der Nahrung zusammen, die, wie später noch gezeigt werden soll, bei *Helmis latreillei* vorwiegend aus krustenbildenden Desmidiaceen, bei *Helmis maugei aenea* und vor allem bei *Riolus cupreus* aber hauptsächlich aus einzelligen Diatomeen besteht. Erstere erfordern naturgemäss einen leistungsfähigen, derben Zerkleinerungsapparat im vorderen Kaumagenteil, während ihre weitere Aufarbeitung keine besonderen Schwierigkeiten mehr bietet; letztere hingegen passieren die grobe Mühle des oralen Kaumagenteiles infolge ihrer Kleinheit meist unverletzt; ihre harten Schalen werden erst weiter kaudal von den stacheligen Zerkleinerungswerkzeugen verschrotet.— Wie gewöhnlich besitzt der Kaumagen eine Längs— und Ringmuskulatur und geht mittels eines Sphinkters in den Mitteldarm über. Dieser zeigt ebenso wie der Enddarm keine Besonderheiten. Letzterer mündet ventral vom Branchialorgan in den Cloakalraum. Die Defäkation ist daher nur bei ausgestülpten Kiemenschläuchen möglich.

Bei der Imago ist der Oesophagus wesentlich kürzer. Der auch hier vorhandene Kaumagen liegt daher noch im Bereiche des Kopfes oder zwischen Kopf und Prothorax. Er ist jedoch verhältnismässig kleiner und schwächer entwickelt als bei den Larven. Es hängt dies zweifellos damit zusammen, das die vollkommeneren imaginalen Mundwerkzeuge die Nahrung bereits weitgehend zerkleinern, so dass der Kaumagen nur mehr eine geringe

Aufbereitungsarbeit zu leisten hat. Dem entspricht auch die Chitinausstattung seiner Innenwandung. Diese besteht bei *Riolus* aus überaus zahlreichen, gleichartigen, degenförmigen, steifen Borsten, deren Länge je nach ihrer Stellung im vorderen, mittleren oder hinteren Kaumagenteil zwischen 2 und 8 μ schwankt (der ganze Kaumagen ist etwa 20 μ lang). Die Borsten sind sämtlich kaudalwärts gerichtet und überlagern sich mehrfach, wobei die wandständigen zarter sind. Jede Borste steht durch eine an ihrer Basis angreifende und sich kaudalwärts wendende feine Sehne mit der Längsmuskulatur des Kaumagens in Verbindung, so dass sich bei Kontraktion der letzteren alle Borsten ins Lumen des Kaumagens sträuben. Damit wird auch gleichzeitig die Wirkungsweise dieser ungewöhnlichen Kaumagenausstattung verständlich. Durch abwechselnde Kontraktion der Längs— und Quermuskulatur werden nämlich die Nahrungspartikelchen zwischen den dichtstehenden, sich zeitweise überkreuzenden Borstenklingen hindurchgepresst und so weiter zerkleinert bezw. von den Borstenspitzen zerzupft. Bei *Helmis* ist der Kaumagen noch zarter gestaltet. Er ist hier dicht mit langen, dünnen, schmiegsamen Haaren ausgekleidet, die sämtlich kaudalwärts streichen. Eine Zerkleinerung gröberer oder härterer Nahrungspartikel kann ihm überkaupt nicht mehr zugemutet werden. Wahrscheinlich wirkt er hauptsächlich nur noch als Ventil und kann höchstens durch Kontraktion seiner übrigens ebenfalls recht zarten Muskulatur bereits vorgekaute weichere Nahrungspartikelchen zwischen seiner Behaarung zerreiben.

Der Mitteldarm der Imagines ist ziemlich dick und in seiner ganzen Länge ringsum mit zahlreichen bläschenförmigen Knötchen besetzt. An der Grenze von Mittel— und Enddarm münden 4 lange, fadenförmige Malpighische Gefässe, die zahlreiche rötlichbraune Konkrementkörnchen enthalten.

d. Die Ernaehrung

Larven und Imagines ernähren sich hauptsächlich von dem Algenaufwuchs auf Moosen und Steinen, dessen Zusammensetzung naturgemäss mit dem Biotop wechselt. So kommen für den moosbewohnenden *Riolus cupreus* und grösstenteils auch für *Hel-*

mis maugei aenea vor allem Diatomeen, für die in kleinen Waldbächlein lebende *Helmis latreillei* hingegen meist Desmidiaceen (*Oocardium*), Cyanophyceen (*Rivularia*) und Chlorophyceen, also vor allem krustenbildende Algen, in Betracht. Gelegentlich werden wohl auch Bryozoen als animalische Beikost verzehrt. Die im Moosrasen lebenden Larven von *Riolus cupreus* und *Helmis maugei aenea* begnügen sich jedoch nicht mit dem Algenaufwuchs, sonders benagen auch das Moos selbst, aber wohl nur dann, wenn es an sonstiger geeigneter Nahrung mangelt. Sie trennen dann mit den Mandibeln Zellbündel von den Moosblättchen los, sodass nur die kahlen Rippen stehen bleiben. Sogar die Blättchen von *Cratoneuron* mit ihren ausserordentlich dicken Zellwänden werden gefressen, allerdings jedoch nur sehr unvollkommen verdaut. Die Imagines der gleichen Arten hingegen scheinen auch bei ausgesprochenem Nahrungsmangel niemals das Moos anzugehen. Wenigstens konnte ich in den Versuchsschälchen, in denen sich ausschliesslich Käfer befanden, niemals Frassspuren am Moos oder Mooszellen in den Exkrementen beobachten. *Helmis latreillei* ernährt sich, den natürlichen Lebensbedingungen entsprechend, auch in der Gefangenschaft als Larve und Imago nur von Algen.

Der Algenaufwuchs wird mit Hilfe der Mandibeln abgeschabt bezw. vom Käfer auch mit den Maxillen abgekratzt und zusammengekehrt. Die so gewonnene Nahrung wird von dem Haarbesatz der Maxillen und von der Lacinia mobilis der Mandibeln gegen die Mundöffnung befördert. Vor dem Verschlucken erfolgt deren Zerkleinerung durch die Kauflächen der Mandibeln, was bei den Larven nur sehr unvollkommen, bei den Imagines weit gründlicher geschieht. Die weitere mechanische Aufbereitung besorgt der Kaumagen, der insbesondere bei den Larven noch einen Grossteil der Arbeit zu leisten hat und auch dementsprechend ausgestattet ist. Seine Funktion wurde bei Besprechung des Verdauungskanals bereits beschrieben. Im Mitteldaram findet sich nur mehr eine auf kleinste Partikelchen aufbereitete Nahrungsmasse, die höchstens bei den Larven von *Riolus cupreus* und *Helmis maugei aenea* von grösseren Mooszellen, die den Kaumagenzähnen widerstanden haben, durchsetzt ist. Nun erst setzt die chemische Tätigkeit der Verdauungsfermente ein.

Die Verdauung ist bei den Larven, die naturgemäss ein grosses Nahrungsbedürfnis haben, sehr lebhaft und die Nahrung pas-

siert den Darm schnell. Während des Fressens werden in kurzen Zeitabständen bei hoch gehaltenem Abdomenende und stets nur bei entfaltetem Branchialorgan, da nur dann der in die Kloakaltasche mündende Anus freiliegt, die Exkremente ziemlich kräftig und rasch ausgestossen und nötigenfalls durch eine leichte Pendelbewegung des Abdomen entfernt. Es sind kompakte, bei *Riolus* gedrungene, bei *Helmis* ziemlich langgestreckte Würstchen von bleicher, grünlichgelber oder grünlichbrauner Färbung, die von einer peritrophischen Membran umgeben sind. In den Larvenexkrementen von *Riolus cupreus* und *Helmis maugei aenea* sind häufig noch grosse, lange Mooszellen oder ganze Zellbündel mit fast unversehrtem Chlorophyllinhalt nachzuweisen, ein Beweis dafür, dass besonders die starken Zellwände von *Cratoneuron* weder mechanisch noch chemisch zerstört werden konnten und daher Moos wohl nicht zur normalen Nahrung der Tiere gehört, sondern nur im Notfalle gefressen wird. Aber auch in Diatomeen, die den Darm zufällig unversehrt oder in grösseren Bruchstücken passiert haben, findet sich häufig noch der Zellinhalt oder Reste desselben. Die Nahrungsverwertung erfolgt also auch hier, wie bei den meisten Pflanzenfressern, nur unvollständig.—Das Nahrungsbedürfnis der Imagines ist wesentlich geringer als dasjenige der Larven und ihre Verdauung viel träger. Deshalb ist bei ihnen eine Defäkation nur sehr selten zu beobachten.

4. ATMUNGSORGANE UND ATMUNG DER LARVEN

a. Die Stigmen

Stigmenanlagen sind äusserlich erst im 3.Larvenstadium erkennbar (fig. 9, a). Es sind jedoch hier wie auch im 4.Larvenstadium noch geschlossene und funktionslose Stigmennarben. Aeusserlich treten sie als kleine, stumpfe, besonders im 3.Stadium noch schwer sichtbare Kutikularkegel in Erscheinung. Die Spitze des Kegelstumpfes ist im 3.Larvenstadium seicht kraterförmig eingebuchtet. Im 4.Stadium senkt sich vom Kraterboden bereits ein enger, blind endigender Kanal in die Tiefe. Die Verbindung der funktionslosen Stigmenanlage mit dem Tracheen-

system wird durch einen dünnen soliden Strang (Narbenstrang) hergestellt (fig. 9, b), der erst im letzten Larvenstadium ein Lumen erhält und somit zur Trachee wird (fig. 9, c).

Erst das 5.und zugleich letzte Larvenstadium besitzt offene, funktionsfähige Stigmen am Meso— und Metathorax sowie auf

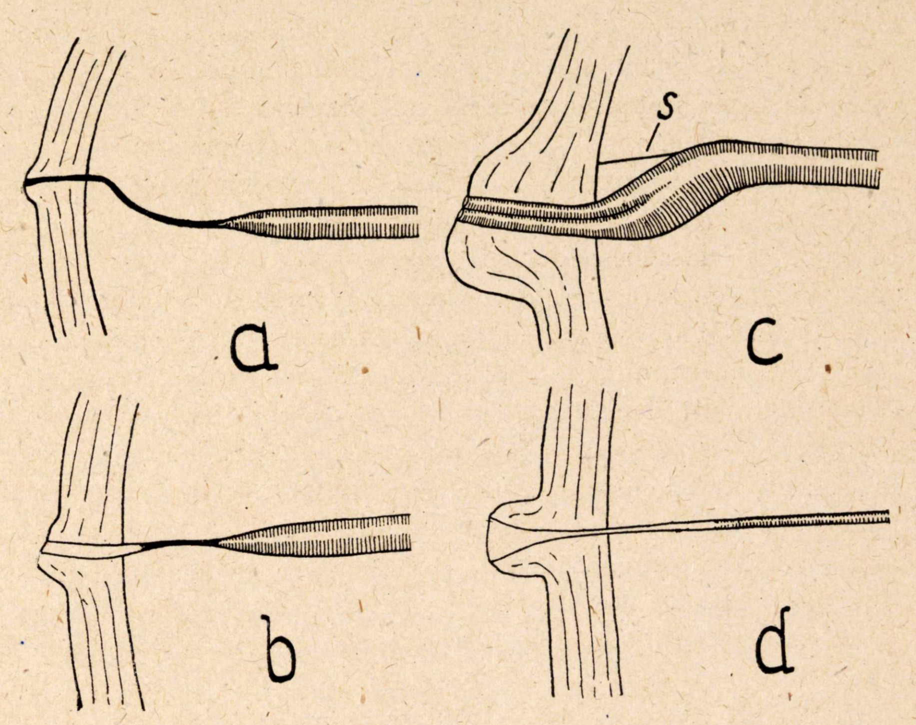


Fig. 9.—Schematischer Längsschnitt durch die Stigmenkegel der Larve von *Helmis maugei aenea*. *a*), Abdominalstigma des 3. Larvenstadiums ; *b*), Abdominalstigma des 4. Larvenstadiums ; *c*), Abdominalstigma des 5. Larvenstadiums ; *d*), Metathorakalstigma des 5. Larvenstadiums.—*s* = chitinige Sehne.

den ersten 8 Abdominalsegmenten. Diese liegen bei den spindelförmigen Larven von *Riolus* lateral nahe dem Seitenrande der Tergite und zwar am Meso— und Metathorax oralwärts verschoben, am Abdomen ungefähr in der Segmentmitte, bei den flachen Larven von *Helmis* dorsolateral an der seitlichen Abdachung der Tergite nicht weit von deren Seitenfortsätzen und zwar auf den Thoraxsegmenten nahe dem Vorderrand, am Abdomen in der vorderen Segmenthälfte, ausgenommen das 8.Segment, wo sie sich in der Segmentmitte befinden.

Sämtliche Stigmen erheben sich als dunkle, stark chitinisierte Kegelstümpfe über die Körperoberfläche. Die Stigmenkegel haben eine eiförmige Grundfläche, die z. B. bei den Abdominalstigmen der erwachsenen Larven von *Riolus cupreus* 34 μ breit und 28 μ lang, bei den Mesothorakalstigmen der gleichen Art 39 breit und 53 μ lang ist. Sie erreichen bei den Abdominalstigmen der oben genannten Art eine Höhe von 25μ, bei den Mesothorakalstigmen eine solche von 31μ. An der Spitze sind die Stigmenkegel schräg abgestutzt und flach kraterförmig eingesenkt. Im Kraterboden mündet die Stigmentrachee.

Der Bau der Stigmen ist trotz der stark verschiedenen Larvenform bei *Riolus* und *Helmis* im Prinzip gleich. Auch Mesothorakal— und Abdominalstigmen sind grundsätzlich gleich gebaut und unterscheiden sich nur in der Grösse der Stigmenkegel. Bei diesen Stigmen ist nämlich die Stigmentrachee innerhalb des Stigmenkegels gegabelt und hat zwei getrennte, übereinander liegende Mündungen im Kraterboden des Kegels (fig. 9, c). An und proximal der Gabelstelle ist die Stigmentrachee zu einem spindelförmigen Atrium erweitert. Von diesem Atrium zieht ein dünner, solider Strang (s) ventralwärts zum Stigmenkegel, an dessen Basis er sich ansetzt. Ullrich war der Ansicht, dass dieser Strang die primäre Trachee, also mit dem Narbenstrang der jüngeren Larven homolog sei, während die Gabeläste des Mündungsabschnittes sekundär entstanden sein sollten. Gegen diese Annahme spricht einerseits die exzentrische Insertion des Stranges am Stigmenkegel, andererseits die bereits im 4.Larvenstadium feststellbare beginnende Aushöhlung des Narbenstranges vom Kraterboden des Stigmenkegels her. Der Strang scheint somit nur der Fixierung der Stigmentrachee zu dienen. Verschlusseinrichtungen sind an den Stigmen nicht feststellbar. Diese dürften sich im Hinblick auf die engen Tracheenmündungen des Stigmas, die nur eine lichte Weite von 2.8 μ erreichen und somit an sich das Eindringen von Wasser verhindern, erübrigen. Sie werden wohl funktionell durch die Zweiteilung der Stigmentrachee und die dadurch erzielte Verengung der Mündungen ersetzt.

Einen anderen Bau zeigt das Metathorakalstigma (fig. 9, d). Es ist das kleinste von allen Stigmen. Sein Stigmenkegel ist zylindrisch, ungefähr so hoch wie breit und oben flach abgerundet (*Riolus*) oder schräg abgestutzt (*Helmis*) ; er ist wesentlich dünn-

wandiger als bei den anderen Stigmen, daher auch heller und weniger auffällig. Die Stigmentrachee bleibt hier ungeteilt und hat nur eine Mündung am Ende des Stigmenkegels, die sich nach aussen trichterförmig erweitert. Ein Atrium ist innerhalb des Stigmenkegels kaum angedeutet. Ihr Lumen ist nur etwa halb so gross als in den anderen Segmenten. Auch hier fehlen besondere Verschlusseinrichtungen. Sie dürften sich aus dem selben Grunde erübrigen wie bei den anderen Stigmen. Durch das gegebene besonders enge Lumen der mesothorakalen Stigmentrachee ist eine Zweiteilung der Mündung zur Verhinderung des Wassereintrittes nicht notwendig.

b. Das Tracheensystem

Über das Tracheensystem der *Helmis*-Larve finden sich bereits bei *Rolph* (1874) einige spärliche und zum Teil irrige Angaben. Es wurde in neuerer Zeit von Ullrich mit demjenigen von *Riolus* verglichen, doch blieb die Arbeit, die ebenfalls nicht die wesentlichen Züge dieses Organsystems aufdeckte, infolge des frühen Todes des Autors unveröffentlicht. Auch mir dienten *Helmis* und *Riolus* als Untersuchungsobjekte. Von anderen Dryopiden ist nur das Tracheensystem einer *Stenelmis*-Larve durch Susskind (1936) bekannt geworden.

Trotz der Verschiedenheit der Larvenformen ist das Tracheensystem bei *Riolus* und *Helmis* nahezu gleich gestaltet. Die kräftigste Trachee ist immer der *dorsale Längsstamm* (figs. 10, 11, 12, dLSt), der etwas ventral von der Transversalebene jederseits den ganzen Körper durchzieht, ohne mit der entsprechenden Trachee der Gegenseite durch direkte Queranastomosen verbunden zu sein. Er gibt bald nach seinem Eintritt in den Prothorax den schräg dorso-oralwärts verlaufenden dorsalen Kopfstamm (fig. 12, dKSt) ab, der sich im Prothorax und im Kopfe verzweigt. Der wesentlich stärkere ventrale Kopfstamm (fig. 12, vKSt) teilt sich weiter oralwärts in drei Aeste, welche die Maxillar— und Mandibularmuskulatur sowie die Sinnesorgane versorgen. Kaudal entsendet der dorsale Längsstamm am Beginne des 9.Abdominalsegmentes seitlich einen kräftigen Ast, der sich sofort nach hinten wendet und nach dorsaler Überkreuzung des weiterziehenden

Längsstammes sowie späterer Aufspaltung parallel mit dem Ast der Gegenseite in das mediane Branchialorgan eintritt. Der restliche Längsstamm teilt sich nacheinander in 3 Aeste, die nach weiterer Aufspaltung in das laterale Branchialorgan eintreten. Die Verbindung des dorsalen Längsstammes mit dem als eigentliches larvales Atmungsorgan fungierenden Branchialorgan ist

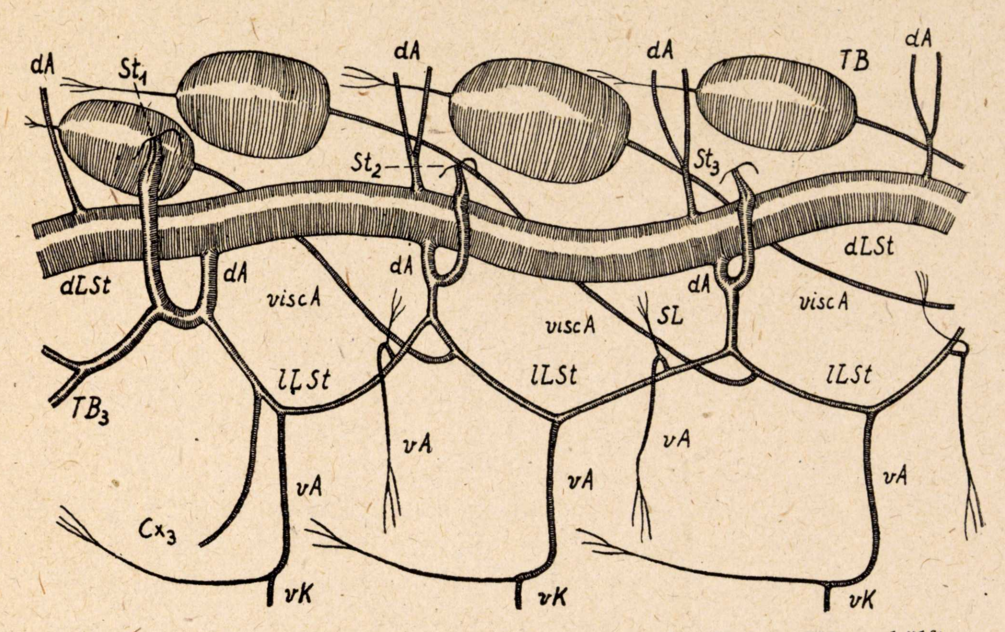


Fig. 10.—Teil des abdominalen Tracheensystems der linken Körperhälfte der Larve von *Helmis latreillei*.—Cx_3 = Coxaltrachee des Hinterbeins, *dA* = Dorsalast, *dLSt* = dorsaler Längsstamm, *lLSt* = lateraler Längsstamm, St_1, St_2, St_3 = die ersten 3 Abdominalstigmen, *TB* = Tracheenblase, TB_3 = Hinterbeintrachee, *vA* = Ventralast, *visc.A* = Visceralast, *vK* = Ventralkommissur, *SL* = Seitenlappentrachee.

auch der Grund dafür, dass dieser sekundäre Tracheenstamm und nicht der primäre laterale Längsstamm am kräftigsten entwickelt und funktionell am bedeutungsvollsten ist. Der dorsale Längsstamm gibt in jedem Segment einen dünnen Dorsalast (dA) ab, der zur Dorsalmuskulatur zieht und sich dort verzweigt. Nur im Endsegment, das dem 9.und 10.Segment entspricht, entspringen aus ihm 4 solcher Tracheen, von denen zwei die Retraktormuskeln des Branchialorganes versorgen.

Der primäre *laterale Längsstamm* (*lLSt*) ist als einheitliche Trachee bei flüchtiger Betrachtung kaum mehr zu erkennen, obwohl er sich noch durch den ganzen Körper bis ins 8.Segment

erstreckt und nirgends tatsächlich unterbrochen ist. Er verläuft als dünne Trachee lateroventral vom dorsalen Längsstamm und ist mit diesem, nachdem sein oral— und kaudalwärts verlaufender Ast jeweils auf eine kürzere (*Riolus*) oder längere Strecke (*Helmis*) miteinander verschmolzen sind, in jedem Segment (mit

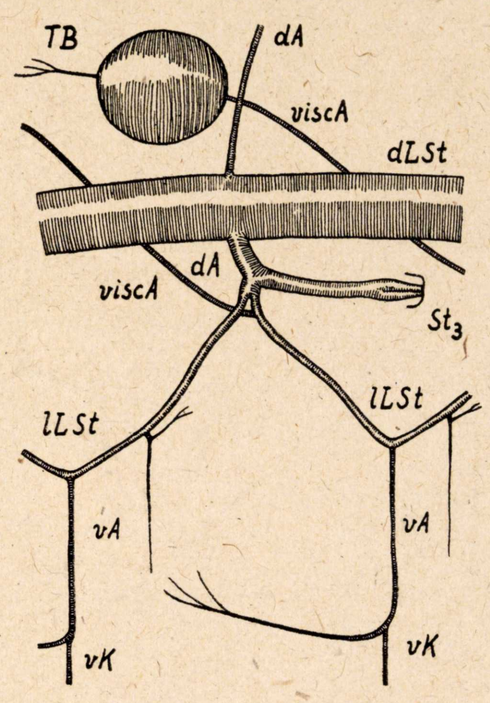


Fig. 11 —Tracheensystem der linken Körperhälfte des 3. Abdominalsegmentes der Larve von *Riolus cupreus*. — *dA* = Dorsalast, *dLSt* = dorsaler Längsstamm, *lLSt* = lateraler Längsstamm, St_3 = 3. Abdominalstigma. *TB* = Tracheenblase, *vA* = Ventralast, *viscA* = Visceralast, *vK* = Ventralkommissur.

Ausnahme des letzten) durch einen kurzen Dorsalast (*dA*) verbunden. In den stigmentragenden Segmenten steht er ausserdem durch die an der Abzweigungsstelle des Dorsalastes von dem einheitlichen Basalstück des lateralen Längsstammes mündende Stigmentrachee (*StT*) in Verbindung mit den Stigmen. Diese ist bei *Helmis* länger als bei *Riolus* und wendet sich dort entsprechend der dorsalen Lage der Stigmen dorsolateralwärts. Im 1.und 2.Lar-

venstadium ist gemäss dem Fehlen von Stigmenanlagen auch noch keine Stigmentrachee vorhanden. Sie tritt erst im 3.Larvenstadium als solider Stigmenstrang auf, der sich im 4.Stadium proximal und distal auszuhöhlen beginnt und erst im 5.Stadium ein durchgehendes Lumen erhält.

Bezüglich des Ursprunges und Verlaufes der Seitenäste des

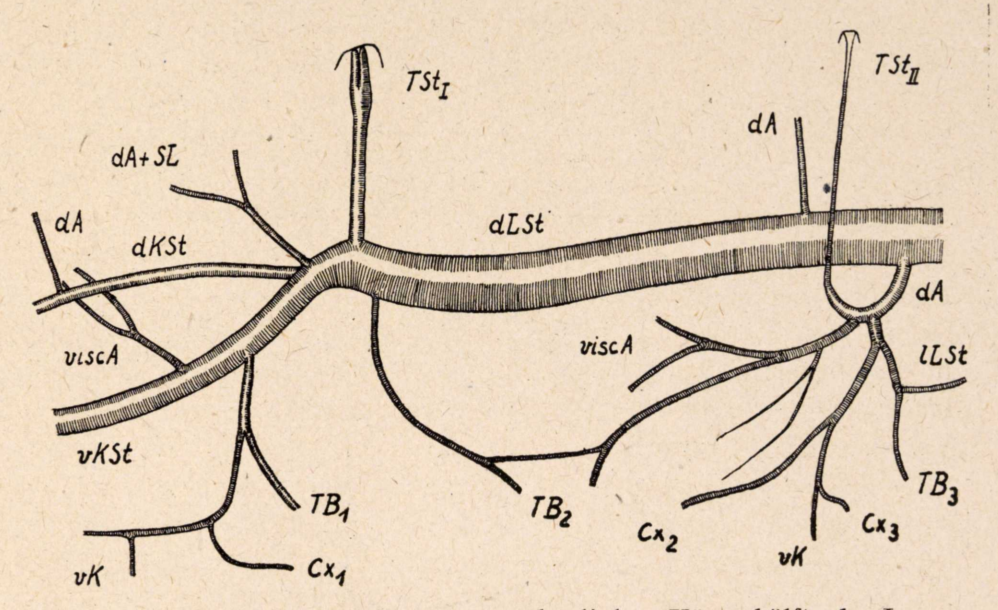


Fig. 12.—Thorakales Tracheensystem der linken Körperhälfte der Larve von *Helmis latreillei*. — *Cx* = Coxaltracheen, *dA* = Dorsalast, *dKSt* = dorsaler Kopfstamm, *dLSt* = dorsaler Längsstamm, *lLSt* = lateraler Längsstamm, *SL* = Seitenlappentrachee, TB_1, TB_2, TB_3 = Vorder—,Mittel— und Hinterbeintrachee, *TSt*I, *TSt*II = 1. und 2. Thorakalstigma, *viscA* = Visceralast, *vK* = Ventralkommissur, *vKSt* = ventraler Kopfstamm.

lateralen Längsstammes verhalten sich die Abdominalsegmente 2 bis 8 im wesentlichen gleich. Kurz vor der Vereinigung der beiden Schenkel des lateralen Längsstammes zum gemeinsammen Basalstück entspringt aus dem kaudalwärts gerichteten Schenkel der *Visceralast* (*viscA*). Dieser zieht unter dem dorsalen Längsstamm hindurch oral— und medianwärts, um sich meist erst 2 bis 5 Segmente weiter vorn am Darme zu verästeln. Er erweitert sich beim 5.und zugleich letzten Larvenstadium in seinem Verlaufe zu je einer geräumigen Tracheenblase (figs. 10, 11, *TB*), deren Wandung eine deutliche Spiralstruktur erkennen lässt. Die Tracheenblasen treten nur an den Visceralästen des 2.bis 6.Ab-

dominalsegmentes auf und fehlen den jüngeren Larven vollständig. Ihre Zahl und Lage ist variabel, da die Blasen häufig in dem einen oder anderen Segmente einseitig fehlen. Bei *Helmis* sind 6 bis 10 solcher Tracheenblasen vorhanden, die meist eine spindelförmige Gestalt haben und die dreifache Länge eines Segmentes erreichen können, wobei ihre Form und Grösse von dem jeweiligen Füllungszustande abhängt. Bei *Riolus* sind die Tracheenblasen ebenfalls spindelförmig (1.5 bis 3mal so lang wie breit), aber wesentlich kleiner. Sie erreichen hier höchstens 1 1/2 Segmentlängen. Dafür treten sie jedoch gewöhnlich in grösserer Zahl auf, indem die Visceraläste des 4.bis 6.Segmentes gespalten sein können, wobei sich dann jeder der beiden Zweige blasenförmig erweitert. Es gelangen so bis zu 14 Blasen zur Beobachtung. Die Tracheenblasen sind im intensiv gelb gefärbten Fettkörper eingebettet und machen die Darmperistaltik mit, wobei sie zwei Segmente durchwandern können und sich periodisch in den hinteren Segmenten stauen. Aus ihrem distalen (oralen) Ende setzt sich die Visceraltrachee fort, um sich nach kurzem Verlaufe am Darm zu verästeln.

Weiter vorn, oralwärts von der Abzweigung des Dorsalastes entspringt aus dem absteigenden vorderen Schenkel des lateralen Längsstammes ein dünner *Ventralast* (*vA*) zur Versorgung der Ventralmuskulatur. Er entsendet nahe seiner Basis eine weitere dünne Trachee (*SL*), die sich seitwärts wendet und bei *Helmis,* wo sie in den Seitenlappen des zugehörigen Segmentes zieht, weit besser entwickelt ist als bei *Riolus*. Vom tiefsten Punkt, den der laterale Längsstamm in jedem Segmente erreicht, nimmt schliesslich die *Ventralkommissur* (*VK*) ihren Ursprung. Diese ist nur ausnahmsweise als einfache Kommissur entwickelt. In der Regel anastomosiert sie nur durch eine kurze Querverbindung mit der entsprechenden Trachee der Gegenseite, um dann oralwärts weiterzuziehen und sich im nächsten oder übernächsten Segment von unten her an der Darmwand zu verästeln.

Im ersten Abdominalsegment, dessen Stigmentrachee wesentlich verstärkt ist, sind die Verhältnisse insofern abgeändert, als aus dem kaudalwärtigen Schenkel des lateralen Längsstammes nahe der Abzweigung der Ventralkommissur eine Trachee entspringt, die zur Coxalmuskulatur des 3.Beinpaares zieht. Vom vorderen Schenkel des lateralen Längsstammes nimmt eine ziem-

lich starke, in das 3.Beinpaar verlaufende Trachee (TB_3) ihren Ursprung. Der Visceralast zweigt erst weiter oralwärts vom lateralen Längsstamm ab. Der aus dem dorsalen Längsstamm entspringende Dorsalast ist hier, wie in den Thoraxsegmenten, weit oralwärts verschoben.

Ganz anders ist das Tracheensystem in den Thoraxsegmenten gestaltet (fig. 12). Hier endigt der laterale Längsstamm, nachdem er noch einen Ast für das 3.Beinpaar abgegeben hat, bei der Stigmentrachee des Metathorax, ohne oralwärts eine direkte Fortsetzung zu finden. Aus seiner Wurzel geht die Ventralkommissur hervor, die einerseits einen Ast an die Coxa des 3.Beinpaares, andererseits eine Trachee für die Coxa des 2.Beinpaares abgibt. Getrennt davon entspringt aus der Stigmentrachee die Trachee des 2.Beinpaares (Ventralast), die ihrerseits einen Visceralast zum Kaumagen entsendet, dessen Seitenzweige auch die Coxalmuskulatur des 2.Beinpaares versorgen. Die Beintrachee ist mit derjenigen des folgenden Segmentes durch eine dünne Längsanastomose verbunden und dokumentiert so ihren Ursprung aus dem lateralen Längsstamm.

Die mesothorakale Stigmentrachee mündet direkt in den dorsalen Längsstamm, der somit von hier an seinen Charakter als solcher verliert und zum lateralen Längsstamm wird. Dementsprechend geht auch die Trachee für das 2.Beinpaar (TB_2) als Ventralast unmittelbar aus ihm hervor. Sie steht, wie schon erwähnt, mit derjenigen des Metathorax in Verbindung. Oralwärts setzt sich der nun zum lateralen Längsstamm gewordene Hauptstamm nur ein kurzes Stück fort. Er teilt sich nach Entsendung eines Dorsalastes noch im Prothorax in den dünnen dorsalen und den stärkeren ventralen Kopfstamm. Ersterer gibt einen Dorsalst, letzterer einen Visceralast und einen Ventralast ab, der sowohl die Tracheen für das 1.Beinpaar und dessen Coxalmuskulatur entsendet, als auch eine Ventralkommissur bildet.

c. Das Branchialorgan

Am Hinterende des Körpers besitzen die Larven aller Stadien ein Branchialorgan, das erstmals von Laboulbène (1870) als Atmungsorgan erkannt wurde, während noch Kolenati (1860) die

gefiederten Kontaktborsten am Körperrande für Kiemen hielt. Das Banchialorgan besteht aus einem dorsalen und zwei lateralen, also insgesamt drei retraktilen Büscheln glatter, analer Kiemenschläuche, die vermutlich unter Funktionswechsel aus Pygopo-

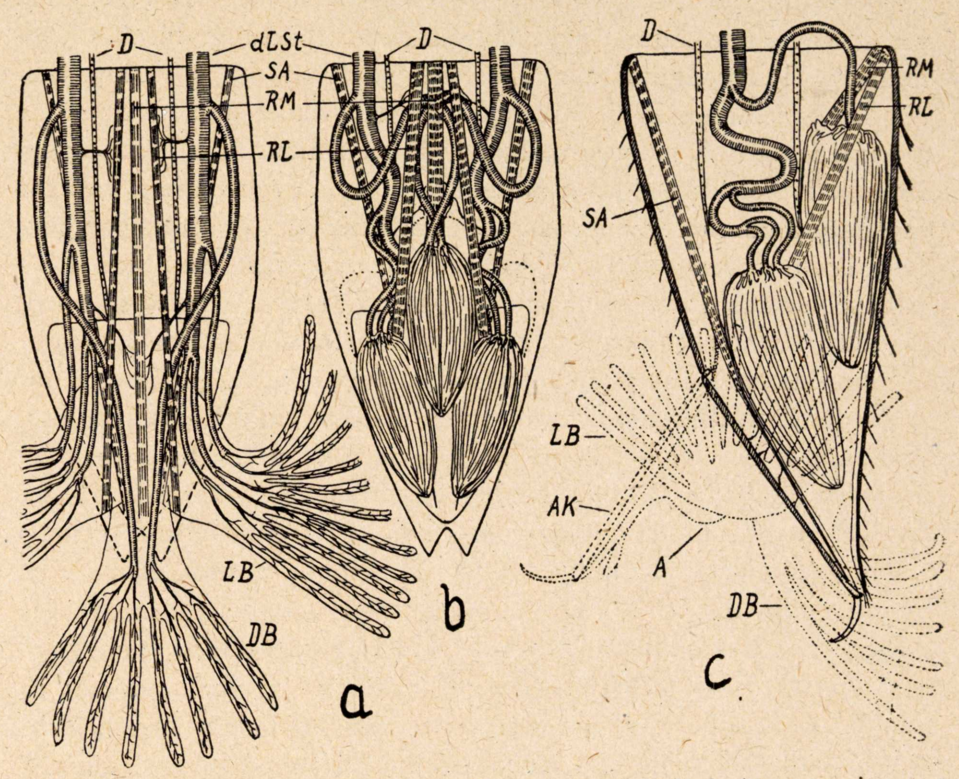


Fig. 13.—Das Branchialorgan der Larve *a*), von *Helmis maugei aenea* in entfaltetem Zustande, Dorsalansicht; *b*), von derselben Art in eingezogenem Zustande, Dorsalansicht (die punktierten Linien geben die Lage des vollständig eingezogenen Organs an); *c*), von *Riolus cupreus* in eingezogenem Zustande, Lateralansicht (die punktierten Linien zeigen das vorgestreckte Organ) —*A* = Anus, *AK* = Analklappe, *D* = Darm, *DB* = Dorsalbüschel des Branchialorgans, *dLSt* = dorsaler Längsstamm, *LB* = Lateralbüschel des Branchialorgans, *RL* = Retraktor des Lateralorgans, *RM* = Retraktor des Medialorgans, *SA* = Schliessmuskel der Analklappe.

dialschläuchen hervorgegangen sind. Aus dem Branchialorgan nimmt der dorsale Längsstamm seinen Ursprung und zwar wird jedes der zwei lateralen Büschel von den drei Endzweigen des Hauptstammes, das unpaarige dorsale von einem lateralen Seitenast des Dorsalstammes, der die Endzweige dorsal überkreuzt, versorgt (fig. 13). Die einzelnen Tracheenkiemenschläuche sind Ausstülpungen einer dünnhäutigen, dreiteiligen Kloakalkammer,

die dorsal und lateral vom Enddarm liegt und mit dessen Mündung in offener Verbindung steht. Jeder Schlauch wird von einer feinen Trachee durchzogen, die sich fast bis zu seinem Ende verfolgen lässt und in ihrem Verlaufe feinste Kapillaren abgibt. Die Anzahl der Schläuche ist bei den einzelnen Larvenstadien verschieden und nimmt von Häutung zu Häutung durch dichotomische Verzweigung der Tracheenenden zu, ist aber bei älteren Larvenstadien in gewissen Grenzen variabel und erreicht nie die mathematisch geforderte Höhe, da sich nicht alle Tracheenendigungen gleichmässig verzweigen. Im 1.Larvenstadium besteht das Lateralbüschel gemäss der Dreizahl der aus ihm entspringenden, noch unverzweigten Tracheenäste nur aus drei, das Dorsalbüschel, das durch eine primär paarige Trachee versorgt wird, aus zwei Kiemenschläuchen. Im 2.Larvenstadium ist die Zahl der Lateralfilamente durch dichotomische Verzweigung jederseits auf 6, die der Dorsalfilamente auf 4 angewachsen. Im 3.Larvenstadium sind lateral bei *Riolus* 9 bis 12, bei *Helmis* 6 bis 8, dorsal bei *Riolus* 6 bis 8, bei *Helmis* 6 Kiemenschläuche vorhanden. Es ist also bereits bei der Häutung vom 2.zum 3.Larvenstadium oftmals die dichotomische Teilung einiger Filamente unterblieben, eine Erscheinung, die bei *Riolus* häufig zu beobachten ist, bei *Helmis* aber geradezu zur Regel wird. Das 4.Larvenstadium besitzt lateral meist 15 bis 16 (*Riolus*) bezw. 8 bis 10 (*Helmis*), dorsal 10 bis 12 (*Riolus*) bezw. 6 bis 8 (*Helmis*) Kiemenfäden. Deren Zahl steigt schliesslich im 5.Larvenstadium bei *Riolus* im Lateralbüschel meist auf 21, im Dorsalbüschel auf 12, wird aber bei *Helmis* nie grösser als 10 (*H. latreillei*) bis 12 (*H. maugei aenea*) im Lateralbüschel und 8 im Dorsalbüschel. Die Kiemenschläuche des Dorsalbüschels haben also meist bereits im 4.Larvenstadium ihre Höchstzahl erreicht. Folgende Tabelle zeigt die Entwicklung in übersichtlicher Darstellung:

ART.		LARVENSTADIUM				
		1.	2.	3.	4.	5.
Riolus	Lateral...........	3	6	9-12	15-16	bis 21
	Dorsal...........	2	4	6- 8	10-12	12
Helmis	Lateral...........	3	6	6- 8	8-10	10-12
	Dorsal...........	2	4	6	6- 8	8

Die Anzahl der Kiemenschläuche ist offensichtlich von der Art des Wohngewässers abhängig, indem Formen wärmerer Gewässer (*Riolus*) eine grössere Zahl, solche kälterer Gewässer (*Helmis*) eine geringere Zahl von Kiemenschläuchen besitzen.

Wie schon erwähnt, kann das Branchialorgan als Ganzes willkürlich vorgestreckt und eingezogen werden, doch ist keiner seiner drei Teile gesondert beweglich. Das Einziehen erfolgt durch einen dreiteiligen Retraktormuskel, der zweifellos aus einem intersegmentalen Längsmuskel hervorgegangen ist und an der Basis des 9.Abdominalsegmentes inseriert. Von hier zieht sein medianer Strang (fig. 13, *Rm*) zum Dorsalorgan und heftet sich unmittelbar ventral vom Kiemenbüschel an die Chitinhaut der dorsalen Kloakaltasche, während sich die Lateralstränge (*Rl*) zu den Seitenorganen begeben und dorsal vom Kiemenbüschel an der Wandung der lateralen Kloakaltasche angreifen. Durch die Kontraktion dieser Muskeln wird die Kloakalwandung eingestülpt. Im eingezogenen Zustande liegen die Kiemenbüschel, knospenförmig zusammengefaltet, in den eingestülpten dorsalen bezw. lateralen Kloakaltaschen, das dorsale weiter basal als die lateralen (fig. 13, b). Die einzelnen Filamente sind also nicht invaginiert. Die aus dem Branchialorgan enstpringenden Tracheen sind in diesem Zustande S-förmig lateroventral abgebogen, wobei diejenigen des Dorsalbüschels bei älteren Larven von *Helmis* durch zweimalige Überkreuzung eine ösenförmige Schlinge bilden, was bei *Riolus* nicht der Fall ist, weil sie hier Platz haben, sich in dorsoventraler Richtung auszubiegen. Bei eingezogenen Kiemen ist die durch das 10.Abdominalsternit gebildete Analklappe (*AK*) geschlossen. Sie wird in ihrer Lage durch einen paarigen intersegmentalen Schliessmuskel (*SA*) festgehalten, der seitlich an der Basis des 9.Abdominalsternits entspringt und von hier medianwärts zum kaudalen Ende der Analklappe zieht, wo er sich nach vorheriger Abgabe einiger Sehnenfasern mittels einer langen Sehne anheftet. Meixner (Handb. Zool. 4/2 p. 1159 fig. 1286) hat diesen Muskel irrtümlich für einen Retraktor der lateralen Kiemenbüschel gehalten.

Das Hervorstrecken der Tracheenkiemen erfolgt unter gleichzeitigem Oeffnen der Analklappe durch Blutdruck und wird wenigstens in der ersten Phase wohl auch durch die natürliche Elastizität der abgebogenen Tracheen, die infolge ihrer Spiralstruk-

tur das Bestreben nach Streckung haben, unterstützt, was man auch an dem deutlich in zwei Phasen erfolgenden Austreten des Organs erkennen kann. Hierbei werden die Filamente der einzelnen Büschel lateral— bezwdorsalwärts gespreizt, wobei sie Bewegungen ausführen, die mit denjenigen der Tentakel einer Seeanemone treffend verglichen werden können. Bei jeder Beunruhigund werden die Kiemen sofort wieder eingezogen. Das Einziehen und neuerliche Vorstrecken erfolgt aber auch sonst öfters und dient wohl dei Reinigung der Kiemenschläuche von anhaftenden Fremdkörperchen. Die Larven des 1.und auch die des 2. Stadiums haben ihr Branchialorgan selten ganz ausgestülpt, was wohl Bollow (1938) zu der irrigen Angabe veranlasste, dass die *Helmis*-Larven des 1.Stadiums überhaupt noch keine Tracheenkiemen besässen und diese erst später erwürben.

d. Die Atmung

Wie aus der Beschreibung der Atmungsorgane hervorgeht, sind die Larven des 1.bis 4.Stadiums *branchiopneustisch* (sie werden in der Literatur fälschlich als apneustisch bezeichnet), d. h., sie atmen nicht durch Stigmen, sondern mit Hilfe ihrer Tracheenkiemen. Eine zusätzliche Hautatmung ist im Hinblick auf die derbe, stark sklerotisierte und mit Kalkeinlagerungen reichlich versehene Kutikula auszuschliessen. Sie scheint in beschränktem Masse nur bei den noch ziemlich weichhäutigen Larven des 1.Stadiums vorzukommen, deren noch unverzweigte Tracheenkiemen fast niemals ganz aus dem Analraum hervorgestreckt werden oder durch längere Zeit eingezogen bleiben und somit ihre Atemfunktion nur unvollständig erfüllen können.

Die älteren Larven bis einschliesslich derjenigen des 4.Stadiums sind hingegen zur Befriedigung ihres Sauerstoffbedürfnisses ausschliesslich auf ihre Tracheenkiemen angewiesen. Sie tragen diese dementsprechend stets hervorgestreckt und entfaltet und ziehen sie nur bei Beunruhigung oder Verschmutzung für kurze Zeit ruckartig ein, um sie gleich darauf wieder langsam hervortreten zu lassen. Die lateralen Kiemenbüschel sind hierbei nach den Seiten, das mediane dorsalwärts entfaltet. Um die Kiemenschläuche möglichst frei ins Wasser ragen zu lassen und so

deren bessere Umspülung zu erzielen, werden sowohl bei *Riolus* als auch bei *Helmis* die Endsegmente des Abdomen gewöhnlich etwas dorsalwärts aufgebogen, wenn die Larven ruhig sitzen. Eine pendelnde Bewegung des Hinterleibes, die Meixner für *Helmis* erwähnt und die der Erneuerung des Atemwassers dienen soll, wird jedoch niemals ausgeführt, auch nicht im stehenden Wasser des Beobachtungsschälchens. Sie wäre auch unter den natürlichen Bedingungen im rasch fliessenden Wasser vollkommen überflüssig. Vermutlich beruht diese Angabe auf einer Verwechslung mit den Larven von *Ochthebius* (Hydrophilidae).

Das Sauerstoffbedürfnis der Larven ist, obwohl es sich um ausgesprochen rheophile und zum Teil (*Helmis latreillei*) sogar kälteliebende Formen handelt, auffallend gering. Die Larven bleiben auch in flachen Beobachtungsschälchen, die nur wenige cm^3 Wasser enthalten, bei kühlerer Zimmertemperatur tage— und wochenlang am Leben, wenn ein Moosstämmchen oder Algenaufwuchs auf einem kleinen Stein für die Erneuerung des Sauerstoffes sorgen. Offenbar genügt ihnen aber in der Hauptsache die Sauerstoffabsorbtion durch die verhältnismässig grosse Wasseroberfläche. Sie gehen nur bei direkter Bessonnung der Versuchsschälchen ein oder dann, wenn die Zimmertemperatur bei längeren Hitzeperioden allzusehr steigt. Dann zeigen sie deutliche Merkmale des Erstickungstodes, indem vor allem ihre Tracheenkiemen auch im Tode halb hervorgestreckt sind. Zweifellos wird in diesen Fällen ihre Atmungsintensität durch die erhöhte Temperatur so gesteigert, dass sie ihr Sauerstoffbedürfnis auch bei nahezu gleichbleibendem Sauerstoffgehalt des Wassers nicht mehr befriedigen können.

In ihrem natürlichen Biotop halten sich die Larven vorwiegend an Stellen mit erhöhter Strömungsgeschwindigkeit des Wassers auf, was besonders für sommerwarme Bäche, also z. B. für den unteren Seebach, die Schwarzlacke u.s.w.zutrifft. Der Grund hierfür ist sicher nur zum Teil unmittelbar in dem üppigen Moosbewuchs solcher Stellen zu suchen. Wohl nur die spindelförmigen Larven von *Riolus* sind in diesem Sinne als typische Bewohner des Moosrasens anzusehen. Der eigentliche Grund für die ausschliessliche oder doch dichtere Besiedelung der Stromschnellen mit Helminen-Larven ist vielmehr ein atmungsphysiologischer. Wie schon Brehm und Ruttner ganz allgemein ausführten,

erfährt zwar das Wasser innerhalb der Stromschnellen keine Anreicherung, sondern sogar eine geringe Abnahme an Sauerstoff, doch verhindert die grosse Strömungsgeschwindigkeit, dass sich um die dort lebenden Organismen eine adhäsiv festgehaltene Flüssigkeitsschicht bildet, die durch die Atmung dieser Organismen arm an Sauerstoff und reich an Kohlensäure ist, wie das in stehenden oder langsam fliessenden Gewässern der Fall ist. Die Oberfläche, bezw. die Atmungsorgane dieser Organismen stehen daher ständig unmittelbar mit frischen, bezüglich ihres Sauerstoffgehaltes noch unausgenützten Wasserteilchen in Verbindung und der Gasaustausch wird nicht durch eine nur eine langsame Diffusion gestattende verbrauchte Wasserschicht behindert. Das Wasser der Stromschnellen ist somit physiologisch sauerstoffreicher als stehendes oder schwach bewegtes Wasser mit absolut gleichem Sauerstoffgehalt. Dieser physiologische Sauerstoffreichtum, der auch den üppigen Bewuchs der Stromschnellen mit Moosen bewirkt, ermöglicht in gleicher Weise das reiche Tierleben und das oft geradezu massenhafte Auftreten von Helminen in diesem Biotop. Die Gewohnheit der Larven, ihre Tracheenkiemen durch dorsales Abbiegen der Endsegmente frei in die Strömung zu halten, muss ihnen naturgemäss die Atmung noch wesentlich erleichtern, da hierdurch die Kiemenschläuche ständig von frischem Wasser umspült werden.

Ein längerer Aufenthalt ausserhalb des Wassers ist den branchiopneustischen Larven des 1. bis 4. Stadiums nicht möglich. Solche Larven begeben sich auch niemals freiwillig an Land. Nur nach starken Regenfällen, welche die Algenkrusten auf den bei Normalwasserstand des Baches über Wasser befindlichen Teilen der Steine aufweichen und zu vorübergehender Vegetation anregen, kann man mitunter ältere *Helmis*-Larven (vor allem *H. latreillei*) auf den noch feuchten Algenkrusten ausserhalb des Wassers beobachten. Der Aufenthalt wird ihnen hier wohl so lange ermöglicht, als die Tracheenkiemen feucht bleiben und bei leicht geöffneter Analkappe die Atmung durchführen können. Da die Larvenkutikula grösstenteils benetzbar ist, verdunstet das die Larve umgebende dünne Wasserhäutchen bei feuchtem oder gar regnerischem Wetter nur sehr langsam, besonders in der an sich feuchten Luft unmittelbar über dem Wasserspiegel des rasch fliessenden und schäumenden Baches. Unter diesen Bedingungen kön-

nen sich also auch die branchiopneustischen Larven wohl mehrere Stunden ausserhalb des Wassers aufhalten. In trockener Umgebung gehen diese Larven jedoch sehr bald zugrunde und zwar sind jüngere Larven gegen Austrocknung empfindlicher als ältere, was wohl mit ihrer zarteren Kutikula zusammenhängt. Sobald auch die im Analraum geborgenen und nur durch die spaltförmig geöffnete Analklappe mit der Aussenluft in Verbindung stehenden Tracheenkiemen (diese sind auf dem Lande niemals hervorgestreckt) ausgetrocknet sind, ist die Atmung unterbunden und die Tiere ersticken. Bringt man bereits weitgehend ausgetrocknete, aber noch lebende Larven ins Wasser zurück, so gehen sie vielfach trotzdem rasch ein, weil sie das schon verklebte Branchialorgan infolge mangelnden Turgors nicht mehr entfalten können und daher auch im Wasser ersticken.

Die Larven des 5.Stadiums verhalten sich ebenso wie die jüngeren. Obwohl sie offene Stigmen besitzen, atmen auch sie normalerweise durch das Branchialorgan und verlassen das Wasser nicht. Sie können allerdings länger als die jüngeren Larven am Lande bleiben und ertragen Trockenheit durch mehrere Stunden. Aber auch während ihres Aufenthaltes auf dem Lande scheint die Stigmenatmung nur eine untergeordenete Rolle zu spielen. Sie setzt offenbar erst dann in ausgiebigerem Masse ein, wenn sich die Larven zur Verpuppung an Land begeben. Es geht das daraus hervor, dass noch nicht verpuppungsreife Larven des 5. Stadiums ebenso wie ihre jüngeren Artgenossen nur bei Regenwetter auf den nicht von Wasser bedeckten Algenkrusten der Steine des Bachbettes angetroffen werden und bei längerem Aufenthalt im Trockenen ebenfalls zugrunde gehen.— Erwähnt sei hier noch, dass Erichson (1841) die Stigmen der Helmis-Larven fälschlich auf die Ventralseite verlegte und sich daher vorstellte, dass die Tiere unter ihrer von dicht gestellten Randbörstchen eingefassten Bauchseite eine gewisse Menge Luft einzuschliessen vermöchten, um sich unter Wasser mit Sauerstoff zu versorgen. Die Unhaltbarkeit dieser Annahme braucht hier nicht weiter auseinandergesetzt zu werden.

Eine Besonderheit der Larven des 5.Stadiums sind die schon beschriebenen Tracheenblasen. Rolph (1874), der sie zuerst entdeckte, meinte, sie hätten eine hydrostatische Bedeutung und wären den nur in heftig strömendem Wasser lebenden Tieren von

ebensogrosser Wichtigkeit, wie den Fischen die Schwimmblase, da die Larven durch sie die Fähigkeit gewännen, nach Belieben im Wasser aufzusteigen und hinabzutauchen, «was von umso grösserer Bedeutung für sie ist, als ihre Beine ja nicht Schwimm—, sondern Klammerapparate sind» (p. 12/13). Diese Deutung, die übrigens auch noch in die neueste Literatur übernommen wurde, ist natürlich irrig. Von der Unterlage losgelöste Larven werden infolge ihrer Schwimmunfähigkeit sofort von der Strömung mitgerissen, sind vollkommen hilflos und können ihre Schwimmtiefe aktiv nicht regulieren. Ein Auftauchen zur Atmung atmosphärischer Luft, das Meixner (p. 1160) vermutet, findet ebenfalls nicht statt und wäre in dem rasch strömenden Wasser des natürlichen Biotops auch gar nicht möglich. Die Tracheenblasen sind vielmehr nichts anderes als Behälter zur Speicherung von Atemgas, das bei Sauerstoffmangel zusätzlich oder ausschliesslich Verwendung findet, also hauptsächlich bei längerem Aufenthalt im Trockenen oder dann, wenn sich die Larve zur Verpuppung an Land begibt. Ullrich stellte bei Larven, die während der Beobachtung unter dem Deckglase an Sauerstoffmangel litten, eine sehr beachtliche Verminderung des Volumens der Tracheenblasen fest, wobei deren Spiralstruktur enger wurde. Nach eigenen Berechnungen beträgt die Volumenverringerung der Blase nach einer Stunde Sauerstoffmangel bis zu 54 %. Ullrich beobachtete gleichzeitig eine Verstärkung der Darmperistaltik, durch die die Tracheenblasen im Körper verschoben und ihre zuleitenden Tracheenstämme S-förmig abgebogen werden. Hierdurch wird einerseits die Verbindung der Blasen mit dem übrigen Tracheensystem mehr oder weniger unterbunden, andererseits wird das in den Tracheenblasen enthaltene Gas durch Veränderung des Drukkes in Bewegung versetzt, sodass die Wirkung des Sauerstoffgefälles erhöht wird. Es erfolgt also eine bessere Auswertung der gespeicherten Gase. In frischem Wasser werden die Tracheenblasen sofort wieder aufgefüllt, so dass sie binnen einer halben Stunde ihr ursprüngliches Volumen wieder erreichen.

Man kann sich somit den Atmungsvorgang folgendermassen vorstellen: Die Larve entnimmt auf chemischem Wege vermittels ihrer Tracheenkiemen den Sauerstoff aus der im Wasser gelösten Luft, während deren Kohlensäurebestandteil und der Stickstoff nur in ganz geringem Masse durch einfache Diffusion in

das Branchialorgan und damit ins Tracheensystem gelangen können, soweit die Kohlensäure nicht überhaupt vom Wasser, das ja diese praktisch unbegrenzt aufzunehmen vermag, gelöst wird. Das Tracheensystem und die Tracheenblasen sind daher, abgesehen von geringen Stickstoffspuren und der in ihnen enthaltenen ausgeatmeten Kohlensäure, die wiederum vom Branchialorgan ausgeschieden und vom Wasser begierig gelöst wird, vorwiegend mit reinem Sauerstoff gefüllt, der somit eine hochwertige Atemgasreserve darstellt. Dadurch wird auch die starke Volumverringerung der Tracheenblasen, die beim aufhören der Sauerstoffzufuhr eintritt und, wie schon ervähnt, bis zu 54 % beträgt, verständlich. Wären nämlich die Tracheenblasen mit aus dem Wasser entnommener Luft gefüllt, so könnte diese Volumverringerung, entsprechend dem Sauerstoffgehalt der im Wasser enthaltenen Luft, der höher als derjenige der atmosphärischen Luft ist und etwa 35 % beträgt, auch nach völliger Aufzehrung des Sauerstoffes höchstens ebenfalls 35 % betragen. Da die Blasen aber vorwiegend Sauerstoff enthalten, könnte ihr Inhalt bei anhaltendem O_2-Mangel des Mediums praktisch völlig aufgezehrt werden, weil ja das Wasser die ausgeatmete Kohlensäure restlos löst. Dass dies trotzdem nicht der Fall ist, ist einerseits mechanisch durch die Spiralstruktur der Tracheenblasen bedingt, die einen völligen Schwund derselben nicht zulässt, andererseits durch die ständige Abnahme des Druckes der Atemgasreserve, die infolge der laufenden Abgabe von durch die Atmung frei werdender Kohlensäure an das Wasser eintritt. Der Druck der Atemgasreserve im Tracheensystem erreicht schliesslich dann, wenn die Tracheenblasen ihr mechanisch mögliches Minimalvolumen erlangt haben und somit ihrerseits auf das Atemgas keinen Druck mehr ausüben können, einen solchen Tiefstand, dass jede Zirkulation im Tracheensystem aufhören muss und die Atmung unterbrochen wird. Hiermit setzt eine derartige Anreicherung von CO_2 in den Geweben ein, dass das Tier durch Selbstvergiftung erstickt Dieser Erstickungstod erfolgt in gleicher Weise bei übermässiger Erhöhung der Wassertemperatur, weil dadurch der Sauerstoffverbrauch derart gesteigert wird, dass er nicht mehr auf normalem Wege aus dem Wasser, das durch die Erwärmung an sich sauerstoffärmer geworden ist, gedeckt werden kann, sonders das Tier seine Atemgasreserve in den Tracheenblasen angreifen muss und

diese schliesslich erschöpft. Er kann in beiden Fällen vor Erreichen der für die Atmung notwendigen unteren Druckschwelle durch Zufuhr frischen Wassers verhindert werden. Dann werden auch die Tracheenblasen wieder aufgefüllt, weil die Aufnahme von Sauerstoff durch das Branchialorgan bis zur Erreichung des Normaldruckes im Tracheensystem überaus rasch und jedenfalls schneller erfolgt, als der Sauerstoff in der Gewebsatmung verbraucht wird. Jüngere Larven ohne Tracheenblasen sind infolge ihrer geringeren Atemgasreserve gegen Sauerstoffmangel entsprechend empfindlicher. Die oben postulierte Füllung des Tracheensystems mit fast reinem Sauerstoff gibt übrigens auch einen Hinweis für die Erklärung des Umstandes, dass die Larven gegen Sauerstoffmangel auffallend wenig empfindlich sind. Dieser allein führt ja bei Insekten nur sehr langsam zum Tode, dessen unmittelbare Ursache vielmehr die Selbstvergiftung durch Anreicherung der Gewebe und des Tracheensystems mit Kohlensäure ist. Gerade diese Anreicherung kann jedoch bei den Helminen-Larven erst nach langer Zeit ein tödliches Ausmass erreichen, wenn der Kohlensäureanteil des Atemgases im Tracheensystem von vornherein nur gering ist.

5. TRACHEENSYSTEM UND ATMUNG DER IMAGINES

a. Die Stigmen

Die Imago besitzt 2 thorakale und 7 unter den Flüdeldecken verborgene abdominale Stigmenpaare. Das 1.thorakale Stigma ist auffallenderweise in die Prothorakalregion verlagert. Es liegt am Ende des langen oralen mesothorakalen Episternitfortsatzes, durch den es gleichsam oralwärts verschoben wurde, unmittelbar über der Vordercoxa. Trennt man bei der Sektion den Prothorax vom übrigen Körper, so verbleibt es stets bei ersterem. Diese Verlagerung des Mesothorakalstigmas in den Prothorax ist eine mit der Atmung im Zusammenhang stehende Eigentümlichkeit der Helminen, die bisher bei Käfern noch nicht beobachtet wurde. Das Metathorakalstigma befindet sich am Vorderrande des metathorakalen Episternits etwas über und hinter den Mittelhüften. Es gehört eindeutig noch in den Bereich des Metathorax.

Von den 7 abdominalen Stigmen liegt das 1.etwas weiter ventral als die folgenden im Bereiche der hier stark längsgerieften Pleuralmembran des 1.Tergits. Die Stigmen 2 bis 5 befinden sich hart an den Seitenrändern der entsprechenden Tergite. Ihre Umgebung weist keinerlei strukturelle Besonderheiten auf. Die beiden letzten Stigmen schliesslich sind ventralwärts an den Seitenrand der Sternite verlagert und bleiben im Gegensatz zu den übrigen beim Abheben der Tergalhaut an den Sterniten haften. In ihrer Umgebung sind die Pleuralmembran und grosse Teile der Tergite fein tomentös behaart. Ausserdem ist noch die Anlage eines rudimentären 8.Stigmas, das sich nicht mehr nach aussen öffnet, zu erkennen. Es spricht dies für ein bedeutendes phylogenetisches Alter der Familie.

Da der Seitenrand der Elytren mit einer sich oralwärts vertiefenden Rinne versehen ist, in die der Seitenrand der Abdominalsternite eingreift (Nut-Feder-Verschluss), öffnen sich sämtliche Abdominalstigmen in den hermetisch abgeschlossenen Subelytralraum, der jedoch bei den Helminen sehr niedrig ist und nicht als Luftreservoir dient. Sie sind mit der Aussenwelt bezw. mit dem später zu besprechenden ventralen Haarkleide nur durch ein feines, unbenetzbares Dörnchenband verbunden, das in der jeweils vorhergehenden Segmentgrenze mündet. Nur beim 1.und den beiden letzten Abdominalstigmen liegen die Verhältnisse etwas anders. Ersteres mündet dort, wo die Nut des Elytrenrandes mit zwei hohen Längsfältchen, zwischen die der Rand des 1.Abdominalsternits als Feder eingreift, plötzlich endet. Die Atemluft kann hier zwischen 1.Abdominalsternit und Metapleura ungehindert zu und abströmen. Im Bereiche der beiden letzten Stigmenpaare hingegen sind die Endsegmente infolge allmählicher Verflachung der Elytrennut bereits soweit beweglich, dass die Atemluft bei etwas abgebogenem Abdominalende frei austreten kann und unter Wasser als kleines Bläschen am unbenetzbaren Toment des Pygidiums hängen bleibt.

Die beiden Thorakalstigmen, stimmen in ihrem Bau völlig miteinander überein, nur ist das 1.grösser als das 2. (fig. 18). Sie öffnen sich in der dünnen Intersegmentalhaut, die in ihrer Umgebung dicht mit feinen Dörnchen besetzt ist. Auch die durchaus weichhäutigen Stigmenlippen sind in gleicher Weise ausgestattet und dadurch unbenetzbar. Die Stigmenöffnung führt in ein weich-

häutiges, ziemlich geräumiges Atrium, welches in geschlossenem Zustande annähernd birnenförmig, in geöffnetem tulpenförmig erscheint. An das Atrium schliesst unmittelbar die kurze, aber weitlumige Stigmentrachee an. Die Thorakalstigmen besitzen keinerlei Verschlusseinrichtungen. Lediglich durch das Vorwölben und einziehen der Intersegmentalhaut wird der Stigmenmund geöffnet bezw. geschlossen. In Anbetracht des dichten, unbenetzbaren Haarkleides, das einen Grossteil der Körperunterseite

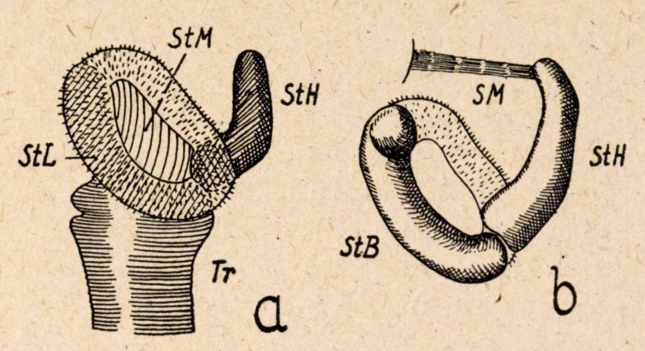


Fig. 14.—Das Abdominalstigma der Imago von *Helmis a*), von aussen ; *b*), von innen gesehen. — *SM* = Schliessmuskel, *StB* = Stigmenbügel, *StH* = Stigmenhebel, *StL* = Stigmenlippe, *StM* = Stigmenmund, *Tt* = Stigmentrachee.

und auch die Thorakalstigmen bedeckt, genügt dieser einfache Verschluss, um das Eindringen von Wasser in das Stigma zu verhindern.

Die Abdominalstigmen hingegen sind durchweg mit einem besonderen Verschlussapparat ausgestattet (fig. 14). Unter den weichhäutigen, ebenfalls dicht mit feinen Dörnchen besetzten Stigmenlippen befindet sich hier ein chitiniger Stigmenbügel (*StB*), der die ventroorale Hälfte des Stigmas einnimmt und an seinem freien ventralen Ende einen gegen die Körperhöhle gerichteten, bei *Riolus* kurzen, bei *Helmis* ziemlich langen Fortsatz trägt. An seinem dorsalen Ende artikuliert der leicht gebogene, kaudodorsalwärts gerichtete Stigmenhebel (*StH*), der bei *Helmis* ebenfalls länger als bei *Riolus* ist und durch einen Schliessmuskel betätigt wird. Durch die Kontraktion des Muskels wird der Stigmenhebel gegen die Oeffnung des Stigmas geführt, nimmt bei dieser Bewegung die weichhäutige dorsokaudale Stigmenlippe

sowie die anschliessende Wandung des Atriums mit und verschliesst auf diese Weise den Stigmenmund. Dieser wirksame Verschluss der Abdominalstigmen ist bei der später zu besprechenden Unterwasseratmung des Käfers notwendig.— Ein vollständiges Atrium mit weichhäutiger Wandung ist nur bei *Riolus* vorhanden. Bei *Helmis* ist die weichhäutige Atriumwandung nur einseitig anschliessend an die weichhäutige Hälfte des Stigmenmundes entwickelt. Die Stigmentrachee ist bei *Riolus* kurz, bei *Helmis* hingegen auffallend lang (fig. 15, b).

Dem geschilderten Bauplan entsprechen alle 7 Abdominalstigmen. Unterschiede sind nur insofern vorhanden, als das 1. Stigma deutlich grösser, das letzte wesentlich kleiner ist als die übrigen. Das 7.Stigma zeigt ausserdem deutliche Reduktionsmerkmale und ein Überwiegen der Hartteile gegenüber dem Stigmenmund. Es dürfte wohl nur beschränkt funktionsfähig sein. Von der Anlage des 8.Stigmas schliesslich ist nur noch die an der Körperwand blind endigende Stigmentrachee, deren Spiralfaden ebenfalls reduziert ist, erhalten. Alle weiteren Einrichtungen fehlen (fig. 16).

b. Das Tracheensystem

Das Tracheensystem der Imago weist einige charakteristiche Züge auf und weicht in mancher Beziehung von den bisher bei Coleopteren bekannten Typen ab. Es besitzt keine Tracheenblasen.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse naturgemäss im Abdomen, vor allem bei den Stigmen 2 bis 6 (fig. 15). Hier nehmen vom proximalen Ende jeder Stigmentrachee stets 5 Tracheen ihren Ursprung: Als kräftigste oral— und kaudalwärts der *laterale Längsstamm* (*lLSt*), der in flachen Bögen von Stigma zu Stigma durch den ganzen Körper zieht und der bei *Helmis* wohl im Zusammenhang mit der Verlängerung der Stigmentrachee und der damit verbundenen Tendenz, die Tracheenursprünge von der Stigmentrachee auf die abzweigenden Hauptäste zu verlegen, seine Kontinuität besser bewahrt hat als bei *Riolus* (fig. 15, b). Dann ebenfalls nach vorn und hinten der wesentlich schwächere *Ventralast* bezw. *ventrale Längsstamm* (*VA*), der ähnlich wie

der laterale Längsstamm, jedoch in stärker gekrümmten Bögen, die hintereinander liegenden Stigmen verbindet, sodass effektiv jederseits 2 Tracheen das ganze Abdomen der Länge nach durchziehen ; nahe seinem Scheitelpunkte entspringt aus dem Bogen des Ventralastes die *Ventralkommissur* (*VK*), die in jedem Segment eine Kommunikation zwischen dem Tracheensystem der beiden Körperhälften herstellt, wogegen eine Dorsalkommissur fehlt.

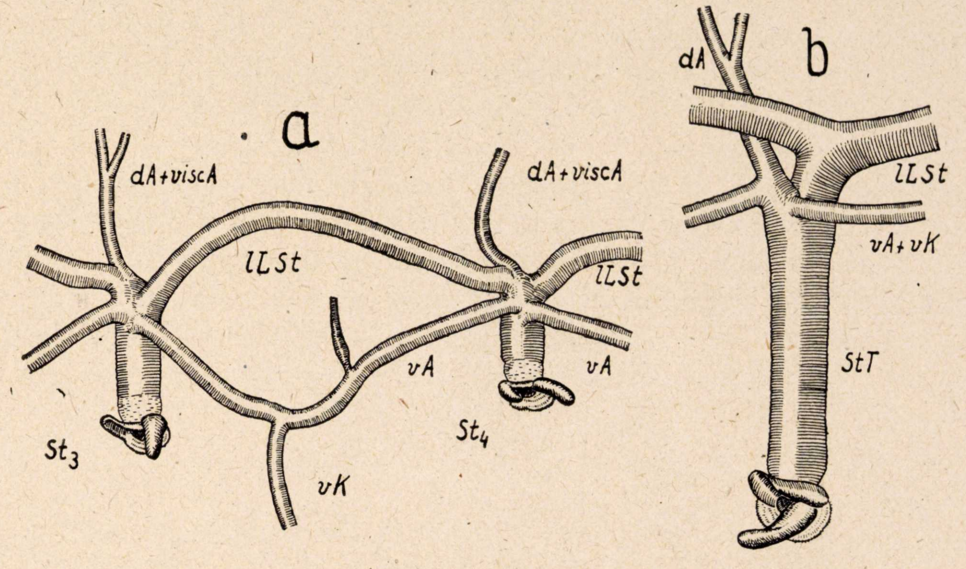


Fig. 15.—Teil des abdominalen Tracheensystems der Imago von *a*), *Riolus cupreus* ; *b*), *Helmis maugei aenea*.—*dA* = Dorsalast, *lLSt* = lateraler Längsstamm, St_3, St_4 = 3. und 4. Abdominalstigma, *StT* = Stigmentrachee, *vA* = Ventralast, *viscA* = Visceralast, *vK* = Ventralkommisur.

Aus der Ventralkommissur entspringen stets zwei oralwärts gerichtete Tracheen für die ventrale Muskulatur. Als 5.Trachee geht schliesslich aus der Stigmentrachee der *Dorsal*-bezw. *Visceralast* (*da, visc.A*) ab ; diese beiden Aeste haben einen kürzeren (*Riolus*) oder längeren (*Helmis*) gemeinsamen Basalabschnitt und trennen sich erst in ihrem weiteren Verlaufe.

Beim 7.Abdominalstigma (fig. 16) komplizieren sich die Verhältnisse durch den Hinzutritt einer *Genitaltrachee* (*GT*). Der laterale Längsstamm und der Ventralast, der wiederum eine Ventralkommissur abgibt, ziehen nach hinten weiter bis zum rudimentären 8.Stigma, dessen Stigmentrachee noch deutlich zu er-

kennen ist. Ausserdem ist hier als 3.Längsverbindung zwischen den beiden letzten Stigmen noch eine dünne akzessorische Trachee (*accT*) vorhanden, die in den vorhergehenden Segmenten nicht nachweisbar ist. Bei gewissen Helminen (*Stenelmis*) ist die Stigmentrachee des 7.Stigmas sehr stark erweitert und erscheint länglich blasenförmig. Vom rudimentären 8.Stigma geht nach

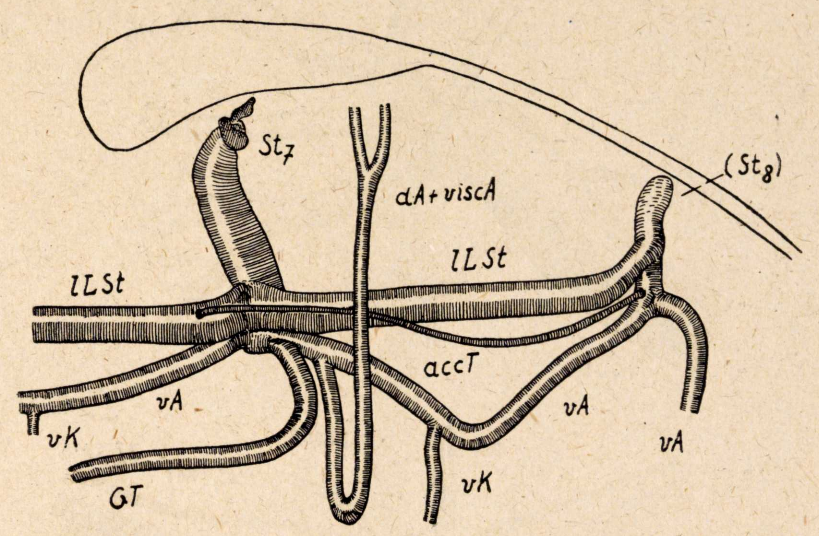


Fig. 16.—Tracheensystem des Abdomenendes der Imago von *Helmis maugei aenea*, rechte Körperhälfte.—*accT* = accessorische Trachee, *dA* = Dorsalast, *GT* = Genitaltrachee, *lLSt* = lateraler Längsstamm, St_7 = 7. Abdominalstigma, (St_8) = rudimentäres 8. Abdominalstigma, *vA* = Ventralast, *viscA* = Visceralast, *vK* = Ventralkommisur.

hinten nur noch der Ventralast ab, der vorzüglich die Genitalorgane versorgt.

Verwirrend erscheint auf den ersten Blick die Fülle der Tracheen, die vom 1.Abdominalstigma ihren Ausgang nehmen, doch erkennt man auch hier bald das oben beschriebene, allerdings etwas abgeänderte und ergänzte Schema (fig. 17). Die stärksten Tracheen sind auch hier wieder der nach vorn und hinten abgehende laterale Längsstamm, der sich, der Lage des Stigmas entsprechend, ventrooral— bezw.dorsokaudalwärts wendet. Er ist hier kräftiger als weiter hinten im Abdomen. Bei *Riolus* ist sein nach vorn abgehender Stamm auffallend stark erweitert und erreicht etwa die dreifache normale Dicke, die er dann bis nahe zum Metathorakalstigma beibehält. Schon hieraus ist zu erken-

nen, dass bei den Helminen das Schwergewicht der Atemfunktion im vorderen Körperabschnitt liegt. Eine weitere Längsverbindung nach hinten zum 2. Abdominalstigma bildet wiederum der Ven-

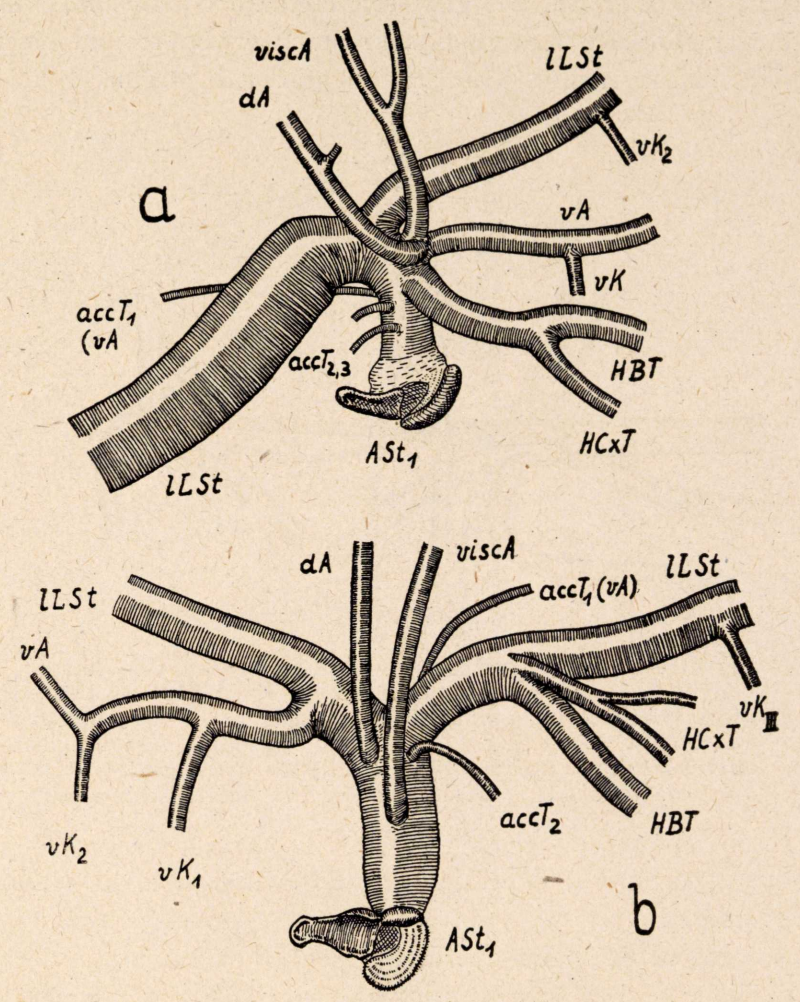


Fig. 17.—1. Abdominalstigma der Imago von *a*), *Riolus cupreus*; *b*), *Helmis maugei aenea*.—ASt_1 = 1. Abdominalstigma, *HBT* = Hinterbeintrachee, *HCxT* = Trachee der Hintercoxa, die übrigen Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren.

tralast oder ventrale Längsstamm, der bei *Riolus* eine, bei *Helmis* zwei Ventralkommissuren entsendet. Die 2. Ventralkommissur zweigt bei *Riolus* vom Längsstamm selbst ab. Ein vorderer ventraler Längsstamm (Ventralast) zum Metathorakalstigma fehlt.

Möglicherweise ist eine dünne Trachee, die sich in der Ventralmuskulatur verzweigt, als Rudiment eines solchen aufzufassen. Die metathorakale Ventralkommissur nimmt dementsprechend aus dem vorderen Längsstamm ihren Ursprung. Visceral— und Dorsalast sind bereits von ihrer Basis an getrennt. Vom 1.Abdominalstigma stammt auch die wichtigste Trachee für das Hinterbein (*HBT*), die entweder (*Riolus*) direkt aus der Stigmentrachee oder (*Helmis*) erst aus dem Basalteil des vorderen Längsstammes entspringt. In ersterem Falle gibt sie erst später die Coxaltrachee ab, in letzterem ist sie schon an der Ursprungsstelle in Bein— und Coxaltrachee gespalten. Die Ursprungsstelle der Beintrachee sowie der Umstand, dass mit ihrem Auftreten der ventrale Längsstamm verschwindet und die Ventralkommissur vom lateralen Längsstamm entspringt, beweisen, dass die Beintrachee vom Ventralast abzuleiten ist. Insgesamt nehmen also vom 1.Abdominalstigma 6 Tracheen ihren Ausgang. Hierzu kommen noch 2 bezw.3 dünne Tracheen, die sich in der umliedenden Muskulatur verzweigen und offensichtlich akzessorischen Charakter haben ($acc.T_{1-3}$), deren eine aber vielleicht auch, wie schon erwähnt, als Rudiment des Ventralastes aufzufassen ist.

Dieselbe Zahl von 6 Haupttracheen findet sich auch bei den beiden *Thorakalstigmen* (fig. 18). Die lateralen Längsstämme sind hier sehr kräftig entwickelt und lassen je eine Ventralkommissur aus sich hervorgehen. Aus dem Längsstamm zwischen dem 2.und 1.Stigma entspringen ausserdem noch einige dünnere Tracheen, welche die ventrale Brustmuskulatur versorgen. Der vordere Längsstamm des 1.Stigmas oder *Kopfstamm* (fig. 18, a, *KSt*) teilt sich nahe dem Vorderende des Prothorax in den dorsalen und ventralen Kopfstamm ; ersterer versorgt Augen, Fühler und Oberlippe, letzterer Labium, Maxillen und Mandibeln. Ein ventraler Längsstamm, der eine zweite Längsverbindung der Stigmen untereinander herstellen würde, fehlt. Es ist jedoch eine dem Ventralast homologe Trachee vorhanden, die sich beim 2.Stigma bald nach ihrem Ursprung teilt und einen Ast zum Hinterbein, den anderen zum Vorderbein entsendet, während diejenige des 1.Stigmas sich zum Mittelbein wendet. Eine Anastomose dieser beiden letzterwähnten, sich überkreuzenden Tracheen ist wahrscheinlich, konnte jedoch nicht sicher nachgewiesen werden. Besteht sie, so hätte man in ihr den Rest des ventralen

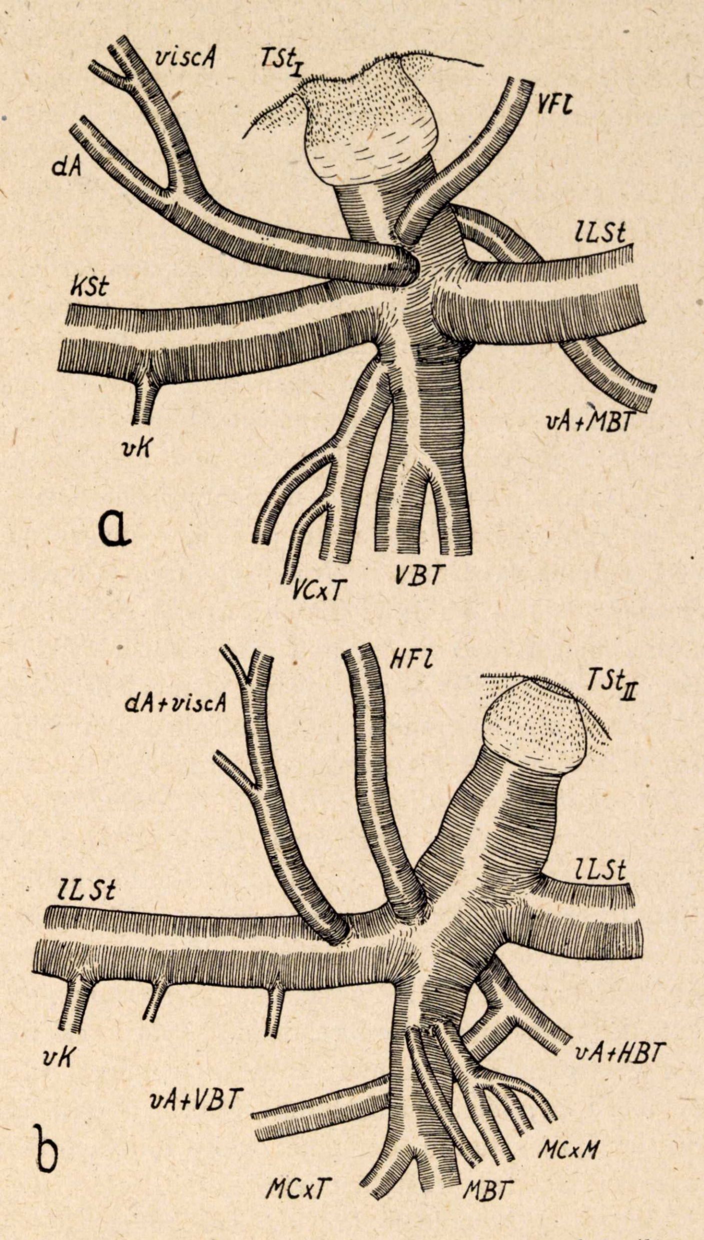


Fig. 18.—Das Tracheensystem des 1. (*a*) und 2. (*b*) Thorakalstigmas der Imago von *Helmis maugei aenea*.—*HFl* = Hinterflügeltrachee, *KSt* = Kopfstamm, *MBT* = Mittelbeintrachee, *MCxM* = Tracheen der Mittelcoxamuskulatur, *MCxT* = Trachee der Mittelcoxa, TSt_{I}, TSt_{II} = 1. und 2. Thorakalstigma, *VBT* = Vorderbeintrachee, *VCxT* = Trachee der Vordercoxa, *VFl* = Vorderflügeltrachee, die übrigen Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren.

Längsstammes zwischen den beiden Thorakalstigmen zu sehen. Die Mittel— bezw. Vorderbeintrachee (*MBT, VBT*) steht in ihrer Dicke dem lateralen Längsstamm kaum nach. Sie teilt sich bald in Bein— und Coxaltrachee und gibt ausserdem Zweige für die Sternocoxalmuskulatur ab. Dorsal— und Visceralast haben hier wieder eine gemeinsame Wurzel, die beim 2. Stigma auf den vorderen Längsstamm verschoben ist. Neben ihr entspringt die Hinterflügel— bezw. Vorderflügeltrachee (*HFlT, VFlT*), die sich ohne Verzweigung direkt in den betreffenden Flügel begibt.

c. Das Haarkleid

Die Ventralseite des Körpers ist zum Teil mit einem dichten, unbenetzbaren, kreide— oder silberweiss erscheinenden Haarkleide bedeckt, das bei der Atmung eine grosse Rolle spielt und deshalb ebenfalls in diesem Zusammenhange behandelt werden soll. Es erstreckt sich jederseits als kontinuierliches, breites Längsband vom Vorderrande des Prosternums bis zum Hinterrande des vorletzten Abdominalsternits (*Riolus*) oder bis zur Hinterleibsspitze (*Helmis*), reicht medialwärts meist (*Riolus, Helmis, Esolus*) nur bis zur Mitte der Coxalgruben, sodass die Sterna und ein Mittelstreifen am Abdomen nackt bleiben, bedeckt aber mitunter (*Stenelmis*) die ganze Ventralseite, und greift lateralwärts auf das Paranotum des Prothorax sowie auf die ventralwärts umgeschlagenen Ränder der Elytren, manchmal (*Stenelmis*) auch auf das Pronotum über. Sein Medialrand verläuft bei *Helmis* am Abdomen gerade, ist aber bei *Riolus* gezackt, indem hier das Haarkleid auf jedem Segmente hinten weiter medialwärts reicht als vorn. Auf der Unterseite des Kopfes befindet sich jederseits ebenfalls ein Haarfeld, das seitlich bis zum Ventralrande der Augen reicht, nach vorn auf das Labium übergreift und bei eingezogenem Kopfe mit dem Haarüberzuge des Prosternums in Verbindung tritt.

Die beiden Thorakalstigmen sind unter diesem Haarkleide verborgen. Das 1. Abdominalstigma, das am Rande eines gerieften, besonders elastischen Chitinfeldes liegt, ist durch einen Streifen feiner Chitindörnchen mit ihm verbunden. Auch von den folgenden 4 Abdominalstigmen ziehen sich dünne Streifen sol-

cher Dörnchen zu den Segmentgrenzen und stellen so eine, wenn auch nur äusserst feine Verbindung zum ventralen Haarkleide her. Nur die beiden letzten Abdominalstigmen sind von ihm gänzlich isoliert. Sie stehen mit den zugehörigen Terga in Verbindung, die ihrerseits mit einem dichten Haartoment versehen sind.

Die mit dem ventralen Haarkleide korrespondierenden basalen Teile der Femora aller Beinpaare sowie die Distalabschnitte der Tibien sind ebenfalls dicht mit langen, schmiegsamen, sehr dünnen Haaren, die eine weiche Bürste bilden, bekleidet.

Der feinere Aufbau des ventralen Haarkeides wurde bereits von Brocher (1912) eingehend studiert und im wesentlichen richtig erkannt. Es handelt sich hier nicht um ein Toment mit abstehenden Härchen, wie z.B.bei den Hydrophiliden oder wie es sich auf den Endtergiten der Helminen findet, sondern um eine weit kompliziertere und vor allem funktionell grundverschiedene Bildung. Das Haarkleid setzt sich nämlich aus sehr dicht stehenden, gelblichen, dünnen, ziemlich langen, steifen, aber doch elastischen, stark geneigten und am Ende in die Horizontale umgebogenen Mikrochäten zusammen. Diese bilden mit ihren abgebogenen, starren, aber nicht, wie Brocher meint, miteinander verklebten Enden funktionell eine vom Körper etwas abstehende, unbenetzbare Membran, die normalerweise weder für Wasser, noch für Luft durchlässig ist. Der Raum unter dieser Membran, also zwischen ihr und der Cuticula, ist beim lebenden, gesunden Tiere stets mit Luft erfüllt, die daher im Bereiche des Haarkleides in dünner, etwa 0.05 bis 0.07 mm starker Schicht den Körper bedeckt und zwischen den Basalteilen der Mikrochäten frei zirkulieren kann. Hieraus ist bereits der wesentliche Unterschied gegenüber dem gewöhnlichen unbenetzbaren Toment zu erkennen, welch letzteres die Luft an seiner Oberfläche in beliebig dikker Schicht festhält, indem an dieses herantretende Luftblasen sich auf ihm ausbreiten.

Die durch das Haarkleid gebildete kontinuierliche Membran ist jedoch von zahlreichen kleinen Löchern porenartig durchbrochen. Es sind dies die ziemlich regelmässig verteilten Insertionsstellen der auch sonst auf der Körperunterseite in gleicher Verteilung vorkommenden Makrochäten, die bedeutend länger und etwa 3— bis 4mal so dick sind als die Mikrochäten des Haarkleides. Diese Makrochäten ragen durch die erwähnten Poren über

das Haarkleid hinaus. Die Poren selbst ermöglichen den Austritt der unter der Membran befindlichen Luft und deren neuerliches Einsaugen, wobei die Makrochäten als Führungsborsten dienen, an denen entlang die Luft durch die Poren wieder unter die Membran zurückgleitet. Es handelt sich also gleichsam um Stigmen im Haarkleide. Auf die atmungsphysiologische Bedeutung dieses Vorganges wird im nächsten Kapitel eingegangen. Hier sei nur noch erwähnt, dass es sich bei den sogenannten unbenetzbaren Kuppeln, auf die Brocher die Insertionsstellen der Makrochäten verlegt, wenigstens soweit es die von mir untersuchten Arten betrifft, um eine optische Täuschung handelt. Ebenso ist die Ansicht Brocher's abwegig, dass die Makrochäten, die ja selbst unbenetzbar sind, den Kontakt zwischen dem Wasser und der unter dem Haarkleide befindlichen Luft herstellen, indem sie die dem Tier zugekehrte Obrflächenspannung des umgebenden Wassers durchbrechen. Diese Annahme beruht auf der irrigen Auffassung des gesamten Atmungsvorganges durch den genannten Autor.

d. Die Atmung

Die Imagines sind, wie alle Käfer, auf Luftatmung angewiesen, da sie keinerlei Branchialorgane besitzen. Sie leben jedoch fast durchweg in rasch fliessendem, ja reissendem, oft auch ziemlich tiefem Wasser und sind Nichtschwimmer, die, von der Unterlage losgelöst, vollkommen hilflos im Wasser treiben. Ein Auftauchen zur Atmung oder zur Erneuerung ihres Luftvorrates ist ihnen daher unmöglich. Ihr Luftvorrat ist ausserdem nicht besonders gross, da den Helminen ein subelytraler Luftraum, wie ihn z.B.die Dytisciden und Halipliden besitzen, fehlt und auch das Tracheensystem keine Blasen, die als Reservoire fungieren könnten, aufweist. Er beschränkt sich also auf die im normalen Tracheensystem und im Ventralen Haarkleide vorhandene Menge.

Wenn nun auch die Helminen im allgemeinen ziemlich träge, phytophage Tiere sind, deren Sauerstoffbedürfnis verhältnismässig gering ist— Karny (1934) bezeichnet sie fälschlich als Stenoxybionten mit grossem Sauerstoffbedürfnis—, so ist doch eine regelmässige Zufuhr von Sauerstoff für sie unerlässlich. Es war daher ein Rätsel, auf welche Weise die Tiere ihr Sauerstoffbe-

dürfnis befriedigen, und diese Frage regte letzten Endes vorliegende Arbeit, die sich schliesslich auch auf andere Erscheinungen der Lebensweise und des Körperbaues erstreckte, an. Denn auch in der Literatur findet sie keine befriedigende Beantwortung. Teils sehen die Autoren, die sich meist nur in systematischer Hinsicht eingehender mit der Helminen befassten, hier überhaupt kein Problem, teils gleiten sie mit einigen verallgemeinernden und stets irrigen Bemerkungen darüber hinweg. So vertritt sogar Weber (1933) in seinem ausgezeichneten «Lehrbuch der Entomologie» die nicht den Tatsachen entsprechende Ansicht, dass die Helminen durch Anbeissen der Wasserpflanzen zu deren Lufträumen gelangen und die hier gespeicherte Luft für ihre Atmung ausnützen. Abgesehen davon, dass ich dies während meiner durch drei Sommer fortgesetzten Beobachtungen niemals und bei keiner Art feststellen konnte, wäre ein derartiges Verhalten der unter Steinen lebenden Formen (z.B.*Helmis latreillei*) schon wegen des Mangels entsprechender Wasserpflanzen unmöglich.

Auch Brocher (1912), der sich als einziger Autor eingehend mit der Atmung der Helminen beschäftigte und dessen Angaben u.a.von Meixner im «Handbuch der Zoologie» übernommen wurden, kam zu grösstenteils falschen bezw.unvollständigen Ergebnissen. Diese gipfeln im wesentlichen in der Annahme, dass die Helminen beim Abweiden von Algen die an diesen haftenden Luftbläschen mit den Mundteilen sammeln und sie dem unbenetzbaren ventrolateralen Haarkleide übermitteln, von wo sie zum Mesothorakalstigma gelangen, das anscheinend gelegentlich auch direkt kleine Luftbläschen zu absorbieren vermag. Brocher sieht in diesem Einfange von Sauerstoffbläschen die normale und ausschlaggebende Sauerstoffversorgung des Käfers, die in geringem Masse durch Hautatmung ergänzt wird. Tetztere soll nach ihm auf die mit dem Haarkleide bedeckten Körperstellen lokalisiert sein und aus dem dort befindlichen Luftmantel gespeist werden. Dieser wiederum soll durch Osmose seinen Sauerstoffgehalt aus dem umgebenden Wasser erneuern bezw.seinen Kohlensäureüberschuss dorthin abgeben. Abgesehen davon, dás ein Gasaustausch zwischen der im Haarkleide festgehaltenen Luftschicht und dem diese nicht unmittelbar berührenden Wasser auch unter den günstigen Bedingungen des Fliesswassers kaum in nennenswertem Masse wirksam werden kann, erscheint eine Hautatmung bei dem

ausserordentlich festen Chitinpanzer des Käfers gänzlich unmöglich. Entsprechende Besonderheiten des Tracheensystems, die dafür sprechen würden, sind ebenfalls nicht vorhanden. Auch das Einsammeln von Sauerstoffbläschen beim Abweiden des Algenbelages der Wasserpflanzen ist nicht so einfach, wie sich das Brocher vorstellt. Denn diese Bläschen, die sich bei der Assimilationstätigkeit der Pflanzen in stehendem Wasser bilden, bleiben im natürlichen Biotop nicht so wie im Versuchsgefäss an den Pflanzen haften, sondern werden teils schon bei ihrer Entstehung vom Wasser gelöst, teils von der raschen Strömung fortgetragen, soweit es überhaupt zu deren Bildung kommt. Ausserdem konnte ich vielfach beobachten, dass die Käfer mit Luftbläschen, die an sie herangeführt wurden oder zufällig an ihnen haften blieben, durchaus nichts anzufangen wussten, sondern sie nach kürzerer oder längerer Zeit als Fremdkörper wieder abstreiften. Das geschieht vor allem auch mit grösseren Bläschen, die an den Mundteilen haften bleiben und bei der Nahrungsaufnahme hinderlich sind ; sie werden mit energischen Bewegungen der Vorderbeine entfernt. Nur kleinste Luftbläschen zwischen Mandibeln und Maxillen werden geduldet, doch findet auch deren Übertragung auf den Prothorax niemals statt. Trotzdem soll nicht gänzlich geleugnet werden, dass gelegentlich Sauerstoffbläschen auf die von Brocher geschilderte Weise zufällig mit dem Luftvorrat des Käfers verschmelzen und so der Atmung dienen. Es bedeutet dies jedoch zweifellos nur eine gelegentliche, wenn auch vielleicht von Zeit zu Zeit notwendige Auffüllung des sich allmählich auf natürliche Weise verringernden Atemluftvorrates und spielt für die eingentliche Atmung sicher nur eine untergeordnete Rolle. Das laufende Sauerstoffbedürfnis wird hingegen auf andere, recht eigenartige Weise gedeckt.

Beobachtet man nämlich z.B.einen *Riolus,* der für diese Zwekke besonders geeignet ist, unter dem Stereomikroskop, so kann man sehen, dass er bald mit der behaarten Dorsalseite seiner Vorderfemora das Haarkleid des Prothorax von hinten nach vorn zu bürsten oder zu massieren beginnt. Nach etwa 2 bis 6 solcher Bewegungen tritt aus den Poren des prothorakalen Haarkleides in der Nähe der Vordercoxen —meist nur einseitig— Luft aus, die aus dem 1.Thorakalstigma stammt und rasch zu einer grossen, kugeligen Blase —ich möchte sie als Atemblase bezeichnen— an-

wächst. Letztere nimmt schliesslich fast die ganze Unterseite des Prothorax ein und erreicht bei der erwähnten Art ein Volumen von etwa 0.03 mm^3, das ungefähr der Luftmenge entspricht, die im Tracheensystem des Käfers mit seinen rund 0.5 mm^3 Körpervolumen enthalten ist. Nun beginnt der Käfer die Luftblase mit den Femora und zum Teil auch mit den Tibien der Vorderbeine gründlich durchzukneten, was bei flüchtiger Betrachtung so aussieht, als würde er Putzbewegungen ausführen. Bezeichnenderwiese erwähnt denn auch West (1929) solche «Putzbewegungen» bei *Macronychus glabratus* Say. Ohne Zweifel hat jedoch das Kneten den Zweck, den durch Diffusion erfolgenden natürlichen Gasaustausch zwischen Luftblase und umgebendem Wasser zu beschleunigen und zu intensivieren, indem dadurch in kurzer Zeit jedes Teilchen der Luftblase mit dem Wasser in Berührung gebracht wird. Es resultiert daraus einerseits eine raschere Abgabe des in der Luftblase, die ja aus verbrauchter Atemluft besteht, reichlich enthaltenen Kohlendioxyds an das umgebende Wasser, das arm an Kohlensäure ist und diese daher begierig an sich reisst und löst, andererseits ein beschleunigter Ausgleich des Sauerstoffdruckgefälles (Sauerstofftension) vom Wasser zur Luftblase, wodurch letztere wieder mit Sauerstoff intensiver angereichert und für den Käfer atembar wird. Begünstigt wird dieser physikalische Vorgang dadurch, dass im natürlichen Biotop des Käfers —rasch fliesende Bäche— ständig frisches Wasser an der Atemblase vorbeistreicht. Die in stehenden oder langsam fliessenden Gewässern lebenden Halipliden und Corixiden müssen vergleichsweise, um einen Gasaustausch bei ihrer am Abdomen mitgeführten Atemluftreserve zu erzielen, mit den Hinterbeinen frisches Wasser herbeistrudeln, doch bleibt bei ihnen das Ergebnis sicherlich hinter demjenigen der Helminen zurück, da ein gleichzeitiges Durchkneten der Luftblase nicht stattfindet. Leztgenannte Formen sind als gute Schwimmer dafür aber auch imstande, ihre Atemluft durch Auftauchen jederzeit zu erneuern, und benötigen das Auffrischen der Luftreserve nur zur Verlängerung der Tauchzeit. Zwar erwähnt auch Brocher die eigenartigen Bewegungen der Vorderbeine und das zeitweilige Vorhandensein einer Luftblase am Prothorax von *Helmis*. Er geht jedoch auf erstere nicht näher ein und missdeutet letztere insofern, als er glaubt, dass sie von den an den Pflanzen haften-

den Sauerstoffbläschen stamme bezw. diese mit ihrer Hilfe leichter eingesammelt werden können, indem sie bei Berührung mit ihr verschmelzen. Gerade während des Vorhandenseins der Atemblase sitzt jedoch der Käfer ruhig und weidet keine Algen ab, so dass er schwerlich mit Sauerstoffbläschen in Berührung kommt.

Die ausgetretene Atemblase wird nun etwa 1 1/2 Minuten lang geknetet. Während dieser Zeit werden ungefähr 60 Knetbewegungen mit den Vorderbeinen ausgeführt. Bei den letzten dieser Bewegungen verliert die Atemblase rasch an Grösse und verschwindet schliesslich wieder ganz unter dem prothorakalen Haarkleide: Sie ist nach erfolgter Aufladung mit Sauerstoff und gleichzeitiger Entgiftung wieder durch das 1.Thorakalstigma aufgesaugt worden. Damit hören auch die charakteristischen Bewegungen der Vorderbeine auf.

Nach einer Pause von etwa 2 Minuten wiederholt sich der ganze Vorgang von neuem. Bei *Helmis,* insbesondere bei *H. latreillei,* sind die Intervalle grösser. Es mag dies damit zusammenhängen, dass einerseits der Sauerstoffverbrauch dieser in besonders kalten, sehr rasch fliessenden Bächen lebenden Art unter natürlichen Bedingungen geringer und andererseits der Gasaustausch zwischen Wasser und Atemblase intensiver ist. Noch seltener ist das Austreten einer Atemblase bei dem zum Teil in kleinen, kalten Quellgerinnen lebenden *Esolus parallelopipedus* zu beobachten. Diese Art kann in dem erwähnten Falle durch die Eigenart des Biotops und vermöge ihrer Behendigkeit leichter an die Oberfläche gelangen und hier ihren Sauerstoffbedarf dekken. Ausserdem erscheint bei ihr die ausgetretene Luft nicht in Form einer kugeligen Blase am Prothorax, sondern als dünne Schicht, die fast die ganze Körperunterseite einnimmt. Dadurch wird die für den Gasaustausch zur Verfügung stehende Oberfläche grösser und die zur Auffrischung des gesamten Luftvorrates notwendige Tiefenwirkung auch ohne Durchkneten erzielt, weshalb bei *Esolus* die charakteristischen Beinbewegungen fortfallen. Aehnlich liegen wohl auch die Verhältnisse bei der in der Ufer— und Brandungszone von Seen lebenden *Stenelmis canaliculata* Gyllh., deren sich bis auf die Dorsalseite von Kopf und Prothorax erstreckendes Haarkleid ebenfalls eine flächige Ausbreitung der Atemluft ermöglichen dürfte, sodass auch bei ihr keine Knetbewegungen der Beine notwendig sind.

Oftmals sind bei *Riolus* mit den Knetbewegungen der Vorderbeine korrespondierende Bewegungen der Mittelbeine zu beobachten, wobei sich das Tier nur mit den Hinterbeinen auf der Unterlage festhält. Mitunter führen auch die Hinterbeine allein oder gleichzeitig mit den Vorderbeinen solche Bewegungen aus. In ersterem Falle ist Atemluft aus dem Metathorakalstigma, in letzterem aus dem 1.Abdominalstigma ausgetreten und hat sich zu kleinen, flachen, kuchenförmigen Bläschen auf dem Haarkleide des Metathorax bezw.des 1.Abdominasegmentes gesammelt. Diese Atemblasen sind jedoch für die Sauerstoffversorgung des Tieres nur von untergeordneter Bedeutung.

Die Unterwasseratmung wird vielmehr in der Hauptsache durch den geschilderten Gasaustausch der periodisch austretenden prothorakalen Atemblase ermöglicht. Man kann den gegen Erwärmung des Wassers wenig empfindlichen *Riolus cupreus* wochen—, ja monatelang in kleinen Versuchsschälchen bei Zimmertemperatur unter Vermeidung allzugrosser Erwärmung (etwa durch direkte Sonnenbestrahlung) halten, ohne dass er jemals zur Aufnahme atmosphärischer Luft an die Oberfläche gelangt. Notwendig ist es allerdings, dass die Wasseroberfläche verhältnismässig gross ist, um durch Absorbtion genügend Sauerstoff aus der Luft aufnehmen zu können, oder dass sich ein Moosstämmchen im Versuchsschälchen befindet, welches durch Assimilation dem Wasser den nötigen Sauerstoff liefert. Ist keine dieser Bedingungen erfüllt und befindet sich der Käfer z.B. in einem gänzlich mit Wasser gefüllten und durch einen Korkstöpsel verschlossenem Glasröhrchen, so tritt meist schon nach Tagesfrist der Erstickungstod ein, da die Anreicherung an Kohlensäure und die Abnahme an Sauerstoff, der nicht wieder ergänzt werden kann, bald einen solchen Grad erreicht haben, dass zwischen Atemblase und Wasser keine den Gasaustausch ermöglichende Tension mehr besteht. Die kälteliebenden Arten (z.B. *Helmis latreillei*) sind wesentlich empfindlicher. Sie gehen, unter den gleichen Bedingungen wie *Riolus* gehalten, meist schon nach wenigen Tagen unter Erstickungserscheinungen ein und bleiben nur am Leben, wenn man für die nötige Kühlung des Versuchsgefässes sorgt. Ihr Sauerstoffbedarf scheint bei höheren Temperaturen derart anzuwachsen, dass er durch den Gasaustausch der prothorakalen Luftblase nicht mehr gedeckt werden kann. Ebenso ersticken die

Tiere nach wenigen Stunden, wenn man sie der prothorakalen Atemblase beraubt Sie sind nicht imstande, sich ihren notwendigen Luftvorrat durch Einsammeln von Sauerstoffbläschen wieder zu verschaffen: neuerlich ein Beweis dafür, dass ein solches Einsammeln von Sauerstoffbläschen höchstens den natürlichen Schwund oder geringe Verluste an Atemluft ausgleichen, aber nicht laufenden Bedarf decken kann.

Solche erstickte oder dem Ertickungstod nahe Käfer zeigen auffallende Veränderungen ihres ventralen Haarkleides. Dieses wird nämlich dunkelfleckig oder verliert seine kreide— bis silberweisse Färbung ganz und hebt sich von der Umgebung kaum mehr ab. Es kommt dies daher, dass die in ihm festgehaltene Luft teilweise oder ganz verschwindet und durch Wasser ersetzt wird oder sich die an sich schräggestellten Härchen an die Kutikula anlegen. Man ersieht daraus, dass die im ventralen Haarkleide befindliche dünne Luftschicht dem Käfer als äusserste Atemreserve diente und in der gegebenen Notlage verbraucht wurde.

Die gleichen Verfärbungen des ventralen Haarkleides treten übrigens auch dann ein, wenn man ein Stück der Elytren amputiert. Sie bleiben jedoch örtlich auf diejenige Häfte oder Partie des Abdomens beschränkt, die nun seitlich keinen Kontakt mit den Elytren mehr hat. Das beweist, dass das Haarkleid segmentweise von den zugehörigen Stigmen, die ja mit ihm durch feine Börstchenrinnen verbunden sind, mit Luft gespeist wird. Die von Brocher vermutete sauerstoffabsorbierende Funktion der im Haarkleide vorhandenen Luftschicht kann jedoch höchstens eine ganz untergeordnete Bedeutung haben. Denn auch bei Ausschaltung des gesamten abdominalen Haarkleides geht die Atmung ungestört weiter und befinden sich die Tiere andauernd wohl. Erst wenn, etwa durch totale Amputation beider Elytren, auch das meso— und metathorakale Haarkleid ausser Funktion gesetzt wird, gehen die Tiere nach 1 bis 2 Tagen unter Erstikkungserscheinungen zugrunde. Das beweist jedoch nicht die atmungsphysiologische Bedeutung des Haarkleides im Sinne Brochers. Denn abgesehen von der Schwere des Eingriffes, der zweifellos eine Schädigung des Tieres nach sich zieht, ist durch ihn nicht nur die gesamte Atemmechanik gestört, sondern auch das Austreten der Atemblase unmöglich geworden. Für die aus dem

1.Abdominalstigma stammende Atemblase ist das ohne weiteres verständlich, da ja dieses Stigma nun blossliegt. Die kleine metathorakale Blase kann ebenfalls nicht austreten, weil der Ausatmungsdruck dieses Stigmas nicht hinreicht, das eingedrungene Wasser aus dem Haarkleide zu verdrängen. Und das Austreten der prothorakalen Atemblase schliesslich ist nicht oder nur unvollständig möglich, weil einerseits die Zerztörung des Haarkleides im Zuge des mesothorakalen Episternalfortsatzes bis an das 1.Thorakalstigma heranreicht, andererseits auch hier der Atmungsdruck, den das verletzte Tier noch ausüben kann, zu gering ist.

Gelegentlich —häufiger bei *Helmis,* seltener bei *Riolus*— kann man auch das Austreten einer kleinen Luftblase am Hinterende des Tieres beobachten, wobei die beiden Endsegmente des Abdomen ein wenig ventral abgebogen werden, sodass ihr dorsales Toment sichtbar wird. Meist tritt eine solche Blase bei stärkerer Erwärmung des Wassers oder bei Käfern auf, die man nach einem Aufenthalt im Trockenen wieder in das Wasser zurückversetzt. Es handelt sich also offenbar um überschüssige Luftmengen. Sie tritt vielfach auch bei Tieren in Erscheinung, die in Rückenlage durch heftige Beinbewegungen wieder Halt zu finden versuchen und hierbei das Abdomen etwas einkrümmen. Diese Blase stammt nicht aus einem subelytralen Luftraum, sondern wird von den beiden letzten Abdominalstigmen ausgeatmet und haftet nun an dem unbenetzbaren Toment der Endtergite. Sie wird niemals wieder eingeamet, also auch nicht zum Zwecke der Regeneration ausgestossen, sondern ist dem Tier offensichtlich unbequem und hinderlich, denn es trachtet meistens, sie bald abzustreifen. Mitunter kommt es sogar vor, dass der Käfer durch den Auftrieb der Blase von der Unterlage abgehoben wird und nun kopfunter hilfslos im Wasser treibt. Käfer in solcher Lage stossen nach Verlust der einen Blase manchmal noch eine zweite aus. Diese Erscheinung mit Brocher als «gewolltes passives Schwimmen» zu deuten, wäre natürlich abwegig, denn kein rheophiles Bodentier wird sich freiwillig der reissenden Strömung aussetzen. Näherliegend wäre vielmehr die Annahme, dass sich der Käfer durch Abgabe von Luft schwerer macht, um tiefer zu sinken und möglichst bald wieder an Steinen oder Wasserpflanzen Halt zu finden. Wahrscheinlich erfolgt jedoch der Luftaustritt

primär nur durch die krampfhaften, haltsuchenden Bewegungen des hilflos treibenden Käfers. Dass das Austreten einer abdominalen Luftblase unter natürlichen Verhältnissen sehr oft vorkommt, ist nach dem ganzen Gebaren der Tiere nicht wahrscheinlich.

Kurz zusammengefasst, spielt sich also die Atmung der Imagines folgendermassen ab: Nach der Puppenruhe, die ausserhalb des Wassers stattfindet, begibt sich der Käfer unter Wasser. Er nimmt hierbei einmalig in seinem Tracheensystem und unter dem ventralen Haarkleide eine gewisse Menge Luft mit, die nun praktisch für die ganze Zeit seines Wasserlebens ausreichen muss und nur ganz gelegentlich durch eingesammelte Sauerstoffbläschen oder bei extremem Niedrigwasser durch Atmung atmosphärischer Luft ergänzt bezw.erneuert werden kann. Es ist das nur durch dauernde Regeneration des geringen Luftvorrates möglich. Diese Regeneration erfolgt hauptsächlich durch Ausstossen einer prothorakalen Atemblase aus dem 1.Thorakalstigma und Durchkneten derselben mit Hilfe der Vorderbeine, um den Gasaustausch zu intensivieren. Kleinere Atemblasen stammen auch aus dem Metathorakal— und 1.Abdominalstigma. Die Atemblasen werden nach erfolgter Regeneration von den gleichen Stigmen wieder eingesaugt, die demnach sowohl der Ex— als auch der Inspiration dienen. Die folgenden vier abdominalen Stigmenpaare haben vor allem für den Bestand der Luftschicht im Haarkleide zu sorgen, spielen aber für die Atmung wohl nur eine untergeordnete Rolle. Die beiden letzten Abdominalstigmen schliesslich sind nur exspiratorisch tätig. Das Schwergewicht der Atmung ist also in den Vorderkörper verlegt. Für die Bildung der Atemblase ist das unbenetzbare ventrale Haarkleid von ausserordentlicher Bedeutung. Die aus den Stigmen ausgeatmete Luft gelangt zunächst unter dieses Haarkleid und tritt erst dann durch dessen Poren an die Oberfläche, wobei die Beine durch massierende Bewegungen Hilfsdienste leisten. Sie nimmt bei der Inspiration den selben Weg zurück und wird hierbei von den das Haarkleid überragenden Makrochäten zu den Poren geleitet. Dass die Helminen mit der geschilderten Regeneration der mitgeführten Atemluft dauernd ihren laufenden Sauerstoffbedarf decken können, ist einerseits auf ihre Trägheit, die ein geringes Sauerstoffbedürfnis bedingt, andererseits auf den physiologischen Sauerstoffreichtum

ihrer Wohngewässer zurückzuführen. In stehenden Gewässern wäre eine solche Form der Atmung auf die Dauer kaum denkbar. Es wird dadurch auch verständlich, warum sich die Helminen, die an sich keine Stenooxybionten mit grossem Sauerstoffbedürfnis sind, nur in rasch fliessenden, zum Teil sogar nur in kalten Gebirgsbächen ansiedeln können.

6. FORTPFLANZUNG UND LARVENENTWICKLUNG

a. Die Fortpflanzung

Die Fortpflanzung ist zeitlich nicht eng begrenzt, sondern erfolgt fast während der ganzen wärmeren Jahreszeit. Ich konnte die Kopula bei *Helmis* und *Riolus* schon im April und später zu wiederholten Malen im Juli und August, West (1929) bei *Macronychus* im Juni beobachten. Das ♂ besteigt hierzu den Rücken des ♀ und hält sich vor allem mit den Mittelbeinen an ihm fest. Der eigentlichen Kopula, deren Dauer meist zwischen 1 und 2 Stunden schwankt, geht ein primitives und wenig temperamentvolles, oft mehrere Stunden währendes Liebesspiel voraus. Hierbei massiert das ♂ mit den Ende seiner Vordertibien den Halsschild des ♀ von hinten nach vorn und betrillert in zitternden Bewegungen seiner tief gesenkten Fühler die Antennen des ♀, bis sich dieses kopulationsbereit zeigt.

Auch die Eiablage erstreckt sich über mehrere Monate und erfolgt sowohl im Frühjahr als auch im Sommer. Das ♀ legt die Eier mittels seines auffallend langen, weit hervorstreckbaren Legeapparates, der distal gespalten ist und getrennte Oeffnungen für Anus und Oviduct sowie als Taster und Grabwerkzeuge fungierende Cercoide aufweist, in Gesteinsspalten und unter die Kruste des submersen Algen— oder Moosbewuchses der Steine ab. Die gelblichweissen, gedrungenen, regelmässig ovalen und stumpfpoligen Eier sind verhältnismässig gross und bei *Helmis maugei aenea* z.B. 0.35 bis 0.40 mm lang und 0.22 bis 0.25 mm breit, bei *Riolus cupreus* etwas kleiner. Dementsprechend ist ihre Zahl ziemlich gering. Meist findet man in einem ♀ nur 4 bis 6, selten bis zu 10 legereife Eier. Wenn sich auch die Legeperiode über einen längeren Zeitraum erstreckt und vermutlich mehrere Mo-

nate dauert, so wird doch die Gesamtzahl der abgelegten Eier eines ♀ nicht sehr beträchtlich sein und 50 bis 60 kaum wesentlich übersteigen. Diese verhältnismässig geringe Nachkommenzahl ist dadurch möglich, dass die Helminen nur sehr wenige Feinde haben. Die zahlreichen räuberischen Insekten ihres Biotops stellen wohl hauptsächlich weichhäutigen Beutetieren nach und kaum den ausserordentlich hart gepanzerten Larven und Imagines von *Helmis* und *Riolus,* denen sie nur wenig anhaben können. Auch parasitische Insekten sind bei den Helminen sehr selten. Ich selbst konnte niemals parasitierte Larven beobachten, obwohl ich viele hunderte in meinen Versuchsgefässen hielt, und in der Literatur ist bisher nur die Hymenoptere *Pteromalus macronychivorus* Pérez als Parasit von *Macronychus quadrituberculatus* Müll. bekannt geworden (Pérez, 1863).

Die Embryonalentwicklung dauert in der wärmeren Jahreszeit etwa 14 Tage. Ob die Eier auch überwintern, liess sich nicht mit Sicherheit feststellen. Da jedoch die Larven des 1.Stadiums erst im Sommer aufzutreten scheinen —ich konnte solche z.B. im April noch nicht auffinden—, dürfte dies unwahrscheinlich sein. Alle übrigen Larvenstadien und die Imagines überdauern jedoch den Winter in ihrem Wohngewässer und sind daher das ganze Jahr dort nebeneinander anzutreffen.

Die Dauer der Larvenentwicklung ist naturgemäss von verschiedenen Aussenfaktoren (Temperatur, Ernährung) abhängig, beträgt aber normalerweise wenigstens ein Jahr. Unter natürlichen Bedingungen erfolgt also die Verpuppung erst nach einer Überwinterung im Larvenstadium. Im Gegensatz zu Bertrand (1940), der bei *Helmis maugei* Bed. ohne direkte Beobachtung 7 Häutungen und somit 6 Larvenstadien postuliert und diese Zahl als für alle Helminen gültig annimmt, konnte ich bei den von mir untersuchten Arten (*Helmis latreillei, H. maugei aenea, Riolus cupreus*) nur 6 Häutungen, also 5 Larvenstadien feststellen. Die Intervalle zwischen zwei Häutungen sind bei jüngeren Larven im allgemeinen wesentlich kürzer als bei älteren und betragen dort durchschnittlich etwa 3 Wochen. Schon das 4.Larvenstadium jedoch kann 5 oder 6 Wochen dauern und das 5. auch im Sommer 2 Monate. Letzteres wird besonders dann, wenn sich ihm keine günstige Verpuppungsgelegenheit bietet, verlängert. Das ist besonders dann der Fall, wenn man den verpuppungsrei-

fen Larven in den Versuchsgefässen verwehrt, das Wasser zu verlassen, oder wenn sie das im natürlichen Biotop wegen länger andauernden Hochwassers nicht können. Natürlich ist in der kalten Jahreszeit die Larvenentwicklung sistiert. Häutungen finden dann nicht statt, so dass das gerade überwinternde Stadium mehrere Monate währt. Auch die Imagines, die gewöhnliche im Spätsommer oder Herbst schlüpfen, leben ziemlich lange, jedenfalls nahezu ein Jahr, und überdauern wenigstens einen Winter. Der ganze Entwicklungszyklus dauert also ungefähr 2 Jahre.

b. Die Larve von *Helmis maugei aenea* Müll.

Der vorn breite, nach hinten verjüngte Körper ist depress und erscheint durch die seitlich lappenförmig verbreiterten Paratergitfortsätze der Segmente 1 bis 11 stark verflacht (fig. 19, a). Das Pronotum ist mit den Seitenlappen etwa 2.7mal so lang wie an der Basis breit. Der Rücken ist gleichmässig gewölbt, nur das Pronotum durch eine umfangreiche seitliche Schrägdepression in der vorderen Hälfte kompress. Die ganze Dorsalseite ist ziemlich gleichmässig mit groben, rundlichen, borstentragenden Tuberkeln besetzt, die nur in den drei Thoraxsegmenten an den Ansatzstellen der Dorsoventralmuskulatur fehlen. Zwischen den Tuberkeln ist das Integument seitlich deutlicher, dorsal undeutlich granuliert. Fast alle Borsten der Dorsalseite mit Ausnahme derjenigen des Endtergits sind gefiedert. Sehr charakteristisch für die Art ist die Aufhellung des ganzen 1.Abdominaltergits, das sich als helles, weissliches Querband bei allen älteren Stadien stets scharf und deutlich von der mehr oder weniger dunkel bräunlichen Allgemeinfärbung abhebt (vergl. fig. 2). Auch die Paratergitfortsätze sind aufgehellt, so dass der Körper von einem hellen Saum umgeben erscheint.

Der verhältnismässig kleine Kopf kann bis zu den Augen, die aus 5 Ocellen bestehen, in den Prothorax eingezogen werden. Seine Frontalnähte vereinigen sich erst weit hinten zu einer sehr kurzen Scheitelnaht. Das 2.Glied der 3.gliedrigen Fühler ist etwa doppelt so lang wie das Basalglied, das Endglied etwas kürzer als letzteres ; neben ihm steht ein fast gleich langes Stiftchen.

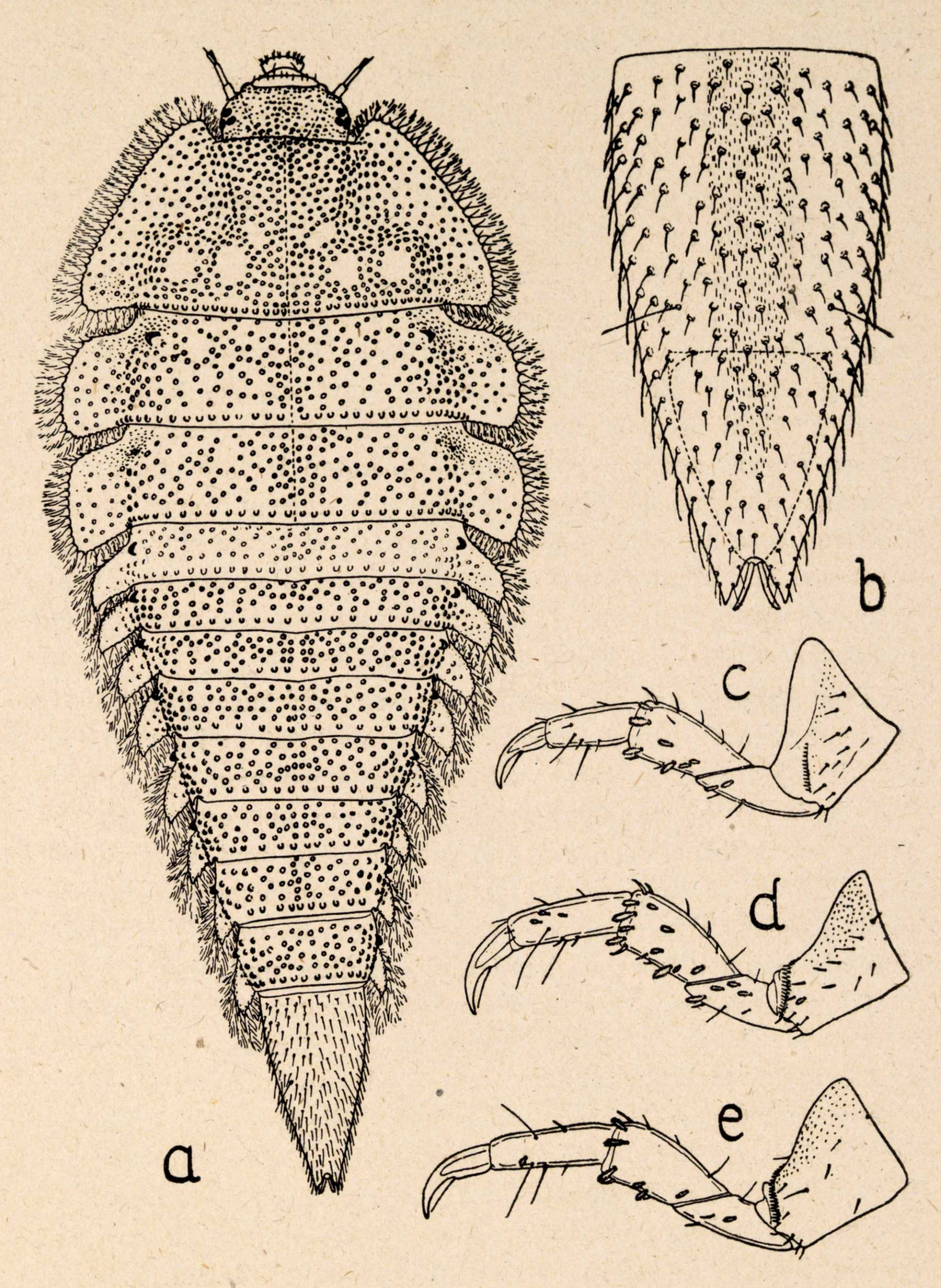


Fig. 19. — Die erwachsene Larve von *Helmis maugei aenea*. *a*), Habitusbild ; *b*), Endsegment, Dorsalansicht (Analklappe punktiert eingetragen) ; *c*), Vorderbein ; *d*), Mittelbein ; *e*), Hinterbein.

Die Mundwerkzeuge wurden bereits an anderer Stelle (pág. 137) besprochen. Als artcharakteristisches Merkmal soll hier nur die Beborstung der Lacinia der Maxillen hervorgehoben werden, die proximal von den geraden Distalbörstchen 3 kräftige Krallenborsten aufweist (vergl. fig. 5, a).

Die Skulptur der Dorsalseite des Körpers erscheint recht einheitlich, da die rundlichen Tuberkel von annähernd gleicher Grösse sind. Nur auf den Abdominaltergiten ragen die nahe der Medianlinie am Hinterrande stehenden Tuberkel etwas zapfenförmig vor und sind grösser als die übrigen. Die ziemlich dichte und mässig feine Zwischengranulation ist nur auf den Seitenlappen deutlich. Seitlich über den Paratergitfortsätzen erheben sich bei älteren Larven auf den Abdominalsegmenten 1 bis 8 und am Mesothorax die grossen Stigmenkegel, die infolge ihrer dunklen Färbung sehr auffällig sind. Schwerer zu erkennen sind die Stigmenkegel des Metathorax, die nicht grösser sind als die übrigen Integumenttuberkel. Die dicht mit Kontaktborsten besetzten Seitenlappen nehmen nach hinten zu an Grösse ab.

Das Endsegment ist länglich-konisch mit nur sehr flach gerundeter Seitenkontur, doppelt so lang als breit und fast so lang wie die drei vorhergehenden Segmente zusammen (fig. 19, b). Am Ende ist es ziemlich tief bogenförmig ausgeschnitten. Die dadurch entstehenden Endzipfel sind spitzig und etwas länger als an der Basis breit. Seine Oberfläche ist gleichmässig mit borstentragenden Tuberkeln besetzt, die jedoch wesentlich kleiner sind als auf den vorhergehenden Segmenten und sich im Enddrittel vollständig verflachen. Vom 10.Segment ist nur das Sternit als Analklappe erhalten. Diese ist 2 1/2 mal kürzer als das Endsegment, und 1/3 länger als breit, distalwärts fast geradlinig verengt und terminal schmal abgerundet. Sie trägt am Ende zwei ziemlich lange, krallenförmige Fortsätze, die so lang sind wie die Endzipfel des Segmentes und dieses kaum überragen. Bei geöffneter Analklappe tritt ein dreiteiliges Branchialorgan aus.

Die Beine (fig. 19, c-e) sind mässig lang, das 3. Paar ist wesentlich schlanker als das 1. Der zylindrische Tibiotarsus ist beim 1.Paar etwas kürzer als das Femur, beim 2.Paar so lang wie dieses und beim 3.Paar etwas länger. Die Kralle ist sehr kräftig und steht dem Tibiotarsus an Länge wenig nach.

Die morphologischen Unterschiede der einzelnen Larvenstadien lassen sich folgendermassen kurz charakterisieren:

1. *Stadium*: Körperlänge 0.8 bis 1 mm. Granulation des Integuments noch wenig ausgeprägt, nur die Abdominaltergite jederseits der Medianlinie am Hinterrande mit einem stark vorragenden, borstentragenden Tuberkel. Am Endsegment befinden sich 4 Paar solcher Tuberkel mit langen Borsten. Seitenrand des Endsegmentes mit 3 sehr langen Borsten. Paratergitfortsätze noch schwach entwickelt, diejenigen des Abdomen schmal, nur mit 2 Fiederborsten am Ende (fig. 20, a). Nur 1 Ocellus vorhanden. Labrum mit 4 Pinselborsten. Eizahn als etwas vorgewölbte, derber chitinisierte und gröber granulierte Längsfalte auf der Stirn entwickelt. Dorsalbüschel des Branchialorgans mit 2, Lateralbüschel mit je 3 Filamenten.

2. *Stadium*: 1.3 bis 1.5 mm. Aus der Granulation des Integuments heben sich bereits vereinzelte grössere Tuberkel deutlich ab. Auf den Abdominaltergiten jederseits der Medianlinie 2 Paar borstentragende Tuberkel. Grössenunterschied der Borsten des Endsegments nicht mehr sehr auffällig. Paratergitfortsätze der Abdominalsegmente etwas grösser, mit 5 Fiederborsten am Vorderrande und 1 am Hinterrande (fig. 20, b). 1 grosser Ocellus. Labrum mit 6 grossen Pinselborsten. Dorsalbüschel des Branchialorgans mit 4, Lateralbüschel mit j 6 Filamenten.

3. *Stadium*: 1.8 bis 2 mm. Bereits mit zahlreichen, jedoch noch ziemlich verstreut stehenden borstentragenden Tuberkeln. Auf den Abdominaltergiten bereits eine dichtere Gruppe solcher neben der Medianlinie. Auftreten von kleinen Stigmennarben. Paratergitlappen der Abdominalsegmente mit 7 Fiederborsten am Vorderrande und 2 am Hinterrande sowie einer kleinen auf der Unterseite (fig. 20, c). Ocellus gross, mit beginnender Gliederung. Labrum mit 8 grossen Pinselborsten. Dorsalbüsche des Branchialorgans mit 6, Lateralbüschel mit je 8 Filamenten.

4. *Stadium*: 2.2 bis 2.7 mm. Tuberkel bereits dicht, auf den Abdominaltergiten in 4 Querreihen gestellt. Stigmenkegel deutlich. Paratergitlappen der 6 ersten Abdominalsegmente mit 8 Fiederborsten am Vorderrande und 3 am Hinterrande sowie 3 kleinen auf der Unterseite (fig. 20, d). 5 dicht beisammen stehende Ocellen. Labrum mit 10 grossen Pinselborsten. Dorsalbüschel des Branchialorgans mit 6 bis 8, Lateralbüschel mit je 10 Filamenten.

5. *Stadium*: 3 bis 3.3 mm. Abdominaltergite mit 5 unregelmässigen Tuberkelquerreihen. Stigmen offen. Paratergitlappen der ersten 6 Abdominalsegmente mit 10 Fiederborsten am Vor-

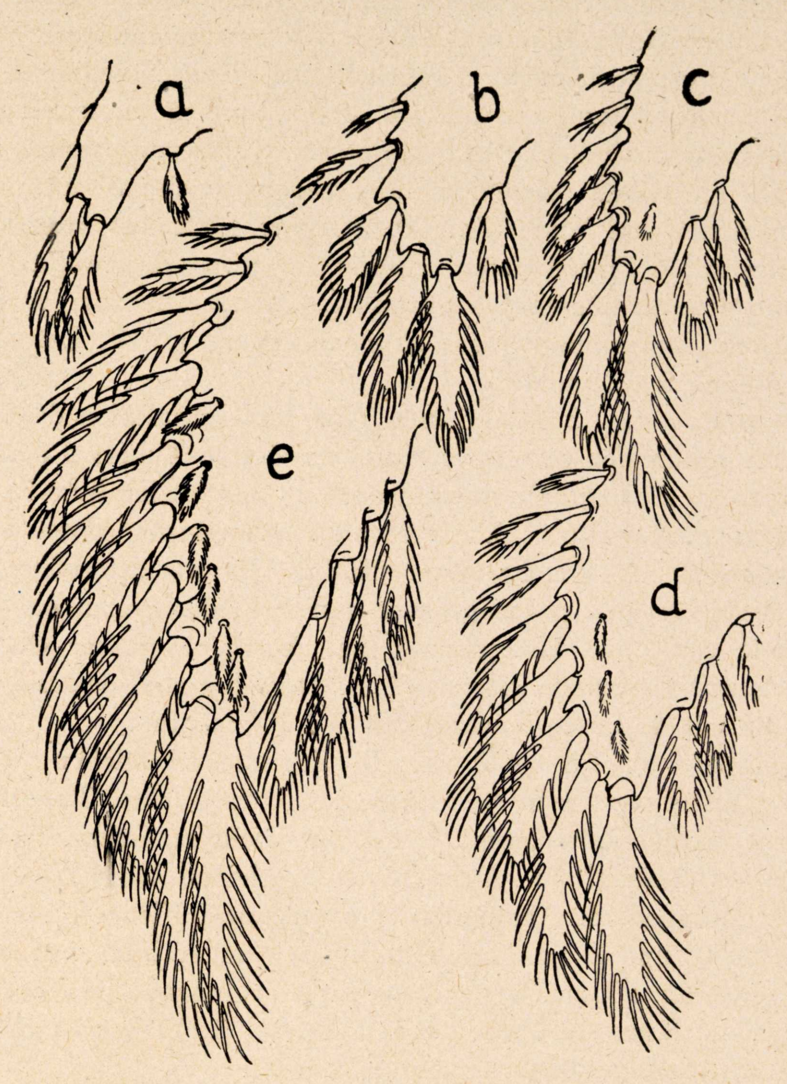


Fig. 20.—Seitenlappen eines der vorderen Abdominalsegmente der Larve von *Helmis maugei aenea* in Ventralansicht; *a*) 1., *b*) 2., *c*) 3., *d*) 4. und *e*) 5. Larvenstadium

derrände und 4 bis 5 am Hinterrande sowie 6 kleinen auf der Unterseite (fig. 20, e). Ocellen deutlich gesondert. Labrum mit 10 Pinselborsten. Dorsalbüschel des Branchialorgans mit 8, Lateralbüschel mit 12 Filamenten.

c. Die Larve von *Helmis latreillei* Bed.

Habituell mit der vorigen Art weitgehend übereinstimmend, jedoch etwas schlanker (fig. 21, a). Pronotum mit den Seitenlappen 2.3 mal so lang wie an der Basis breit. Der Rücken etwas stärker gewölbt und längs der Medianlinie in allen Segmenten, besonders in den hinteren Abdominalsegmenten, deutlich kompress ; diese kompressen Stellen ausserdem auf den Thorakal— und den 7 hinteren Abdominalsegmenten jederseits der Medianlinie mit einer kielförmigen Leiste versehen, die überdies am Abdomen besonders grosse Tuberkel trägt, so dass das Tier wesentlich stärker skulpturiert erscheint als die vorige Art. Die seitliche Depression in der vorderen Hälfte des Prothorax stark ausgeprägt. Cuticula der Thoraxsegmente an den Muskelansatzstellen seicht muldenförmig vertieft und nur mit spärlichen Tuberkeln versehen, aber nicht vollständig glatt wie bei *maugei aenea*. Die Granulation zwischen den Tuberkeln viel gröber und dichter als bei *maugei aenea* und auf der ganzen Dorsalseite sehr deutlich. Färbung einheitlich graubraun, nur die Paratergitfortsätze aufgehellt und meist auch ein kleiner, rautenförmiger Fleck, der die Mitte der beiden ersten Abdominaltergite einnimmt, licht.

Kopf wie bei der vorigen Art. Das Stiftchen neben dem Endglied der Fühler etwas länger als letzteres. Mandibeln (fig. 4, b) etwas gedrungener als bei *maugei aenea*. Lacinia der Maxillen mit 3 Längsreihen einfacher Börstchen, ohne Krallenborsten (Figur 5, b).

Borstentragende Tuberkel der Dorsalseite grösser und höher als bei *maugei aenea*, am Hinterrand der Toraxsegmente jederseits 17, der vorderen Abdominaltergite 14, dann abnehmend bis auf 7 am 8.Segment. Paratergitlappen etwas breiter als bei *maugei aenea*, mit breiten Fiederborsten.

Endsegment (fig. 21, b) wesentlich gedrungener als bei der vorigen Art, nur wenig länger als die beiden vorhergehenden Segmente zusammen, nicht ganz doppelt so lang wie breit, mit deutlich gerundeter Seitenlinie, distal ziemliche spitz zulaufend, terminal nur sehr schmal nnd seicht ausgerandet, mit kurzen, stumpfen Endzipfeln, diese breiter als lang. Analklappe gedrungener als bei *maugei aenea*, kaum 1/3 länger als breit, terminal etwas

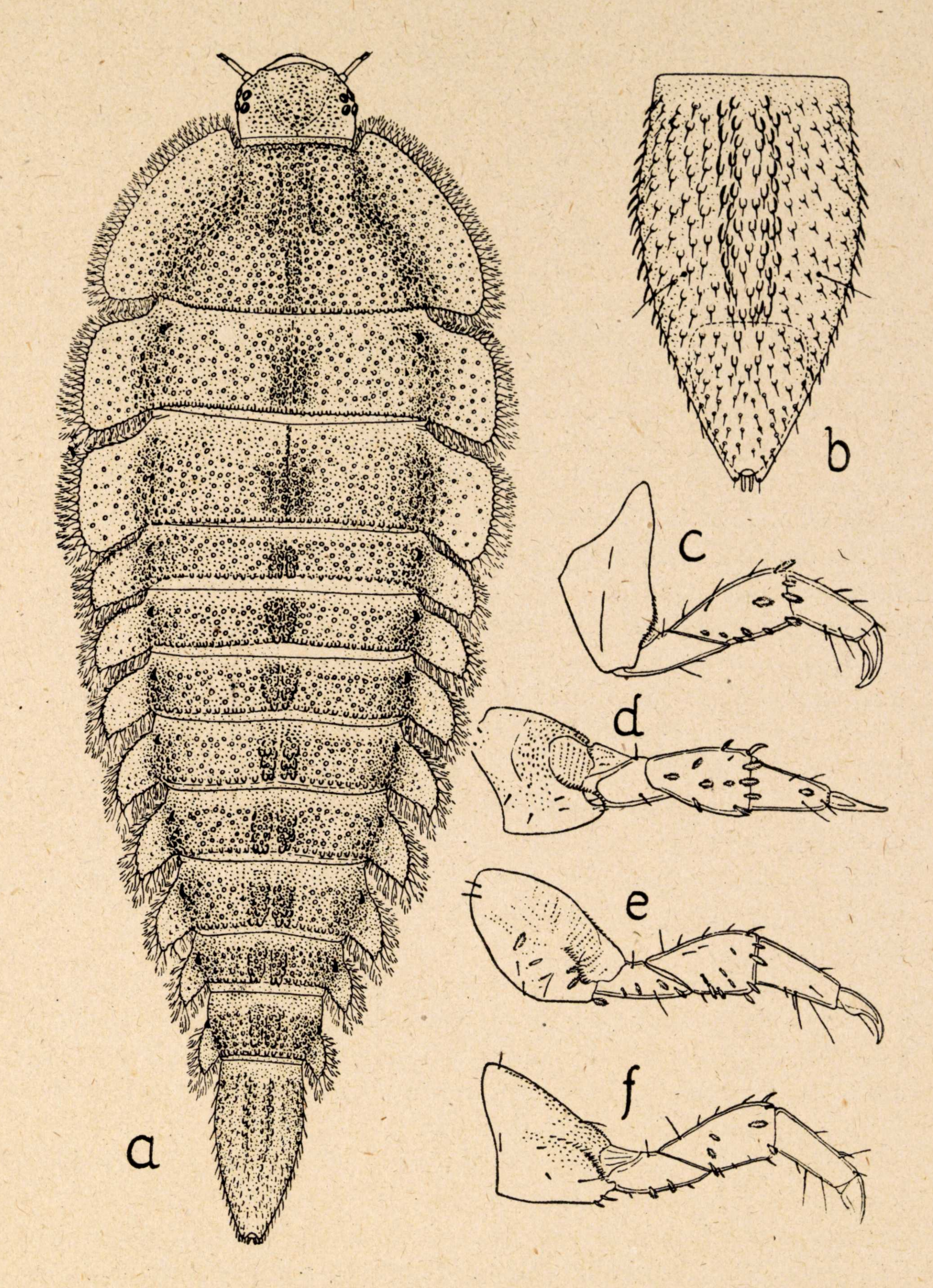


Fig. 21.—Die erwachsene Larve von *Helmis latreillei*. *a*), Habitusbild ; *b*), Endsegment, Dorsalansicht (Analklappe punktiert eingetragen) ; *c*), Vorderbein ; *d*), dasselbe in Dorsalansicht ; *e*), Mittelbein ; *f*), Hinterbein.

stumpfer. Die krallenförmigen Anhänge viel kleiner als dort (nur etwa halb so lang), die kurzen Endzipfel des Segments nur wenig überragend.

Beine (fig. 21, c-f) wesentlich gedrungener als bei *maugei aenea*, der Tibiotarsus deutlich zyindrisch und auch am 3. Beinpaar nicht länger als das Femur. Krallen etwas kürzer als dort.

Die einzelnen Larvenstadien unterscheiden sich wie folgt:

1. *Stadium*: 1 bis 1.2 mm. Körper mässig dicht granuliert, mit vereinzelten, schwach ausgeprägten grösseren Tuberkeln. Jederseits der noch nicht kompressen Medianlinie 1 grösserer borstentragender Tuberkel. Seitenlappen der Abdominaltergite mit 2 Fiederborsten am Ende (fig. 22, a). Eizahn wie bei *maugei aenea*. Ocellus noch einheitlich. Labrum mit 4 Pinselborsten. Dorsalbüschel des Branchialorgans mit 2, Lateralbüschel mit je 3 Filamenten.

2. *Stadium*: 1.7 bis 1.9 mm. Sehr deutlich, aber wenig dicht granuliert. Rücken bereits mit zahlreichen grösseren Tuberkeln, die auf den Thoraxsegmenten auch am Hinterrande, auf den Abdominaltergiten vorwiegend nahe der Medianlinie angeordnet sind, Kopf ohne solche. Seitenlappen der Abdominaltergite mit 5 Fiederborsten am Vorderrande und 2 am Hinterrande (fig. 22, b). Labrum mit 6 Pinselborsten. Dorsalbüschel des Branchialorgans mit 4, Lateralbüschel je mit 6 Filamenten.

3. *Stadium*: 2.1 bis 2.3 mm. Granulation wie beim vorhergehenden Stadium. Anzahl der Tuberkel vermehr, diese auch am Hinterrande der Abdominaltergite bereits eine vollständige Querreihe bildend. Seitenlappen der 6 vorderen Abdominaltergite mit 7 Fiederborsten am Vorderrande und 3 am Hinterrande sowie 2 kleinen auf der Unterseite (fig. 22, c). Auftreten von Stigmennarben. Labrum mit 6 Pinselborsten. Dorsalbüschel des Branchialorgans mit 6, Lateralbüschel mit je 6 bis 8 Filamenten.

4. *Stadium*: 2.6 bis 2.8 mm. Granulation dicht und grob. Anzahl der Tuberkel stark vermehrt. Die Tuberkel sind auch schon auf dem Kopfe vorhanden und bilden auf den Abdominaltergiten 3 unregelmässige Querreihen, von denen nur die mittlere noch unvollständig ist. Mediane Rückenlinie bereits leicht kompress. Seitenlappen der 6 vorderen Abdominaltergite mit 9 Fiederborsten am Vorderrande und 4 am Hinterrande sowie 3 kleinen auf der Unterseite (fig. 22, d). Stigmenkegel in der Grösse

der Tuberkel. Labrum mit 10 Pinselborsten. Dorsalbüschel des Branchialorgans mit 6 bis 8, Lateralbüschel mit je 8 bis 10 Filamenten.

5. *Stadium*: 3.3 bis 3.6 mm. Granulation sehr deutlich, nicht

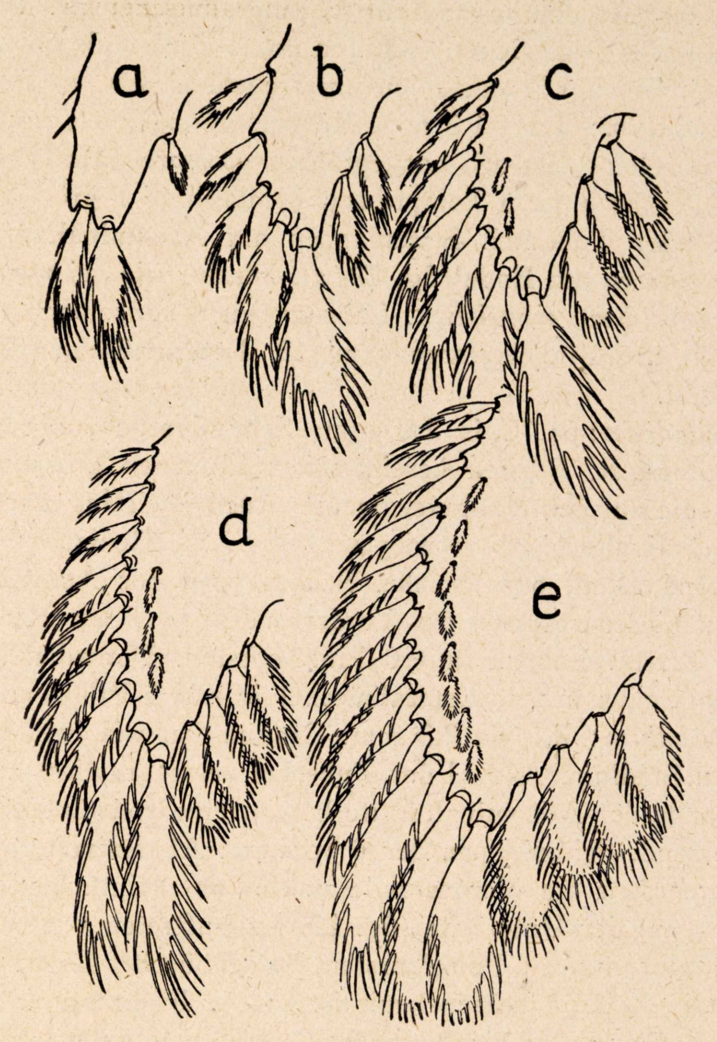


Fig. 22.—Seitenlappen der Larve von *Helmis latreillei* in Ventralansicht; *a*) 1., *b*) 2., *c*) 3., *d*) 4. und *e*) 5. Larvenstadium

dichter als beim vorhergehenden Stadium. Anzahl der Tuberkel weiter vermehrt, diese bilden auf den Abdominaltergiten 4 Querreihen, von denen die beiden mittleren unregelmässig sind, und sind auch auf dem Kopfe zahlreich. Mediane Rückenlinie deut-

lich kompress. Seitenlappen der 6 vorderen Abdominaltergite mit 12 Fiederborsten am Vorderrande und 4 am Hinterrande sowie 8 kleinen auf der Unterseite (fig. 22, e). Stigmenkegel von mehrfacher Tuberkelgrösse. Labrum mit 10 Pinselborsten. Dorsalbüschel der Branchialorgans mit 8, Lateralbüschel mit je 10 bis 12 Filamenten.

d. Die Larve von *Riolus cupreus* Müll.

Körper schlank, drehrund, nach hinten allmählich spindelförmig verengt, ohne seitliche Tergitfortsätze (figs. 23, a ; 24). Integument ziemlich grob und mässig dicht granuliert, mit zahlreichen grossen, papillenförmigen, borstentragenden Tuberkeln besetzt. Die meisten dieser Tuberkel mit kurzen, am Ende pinselartig aufgespaltenen, einzelne jedoch mit sehr langen und kräftigen, zum Teil spärlich gefiederten Borsten. Allgemeinfärbung dunkel bräunlich, Segmentgrenzen und Beine heller gelblichbraun.

Kopf fast so breit wie der Vorderrand des Pronotums, nur wenig in diesen zurückziehbar, Medianlinie und Scheitel sehr grob granuliert. Frontalnähte erst nahe dem Occipitalrande vereinigt. 6 dicht beisammen stehende Ocellen. 3. Fühlerglied und Stiftchen viel kürzer als bei *Helmis,* nur halb so lang wie das Basalglied. Mandibeln stärker gezähnt als bei *Helmis,* die Lacinia mobilis wesentlicher kürzer (vergl. fig. 4). Lacinia und Galea der Maxillen mit 2 Reihen langer, gebogener Borsten (vergl. fig. 5).

Pronotum nach hinten etwas verbreitert, nur ganz wenig kürzer als hinten breit, jederseits mit einem tiefen, von vorn unten nach hinten oben verlaufenden, dorsal gegabelten Schrägeindruck, hinter der Mitte daher kompress erscheinend. Seitenrand jederseits mit 4, Scheibe mit mehreren langen Borsten. Meso— und Metatergum in den beiden hinteren Dritteln querwulstig, seitlich leicht polsterförmig verdickt, ersteres mit stark vorragendem Stigmenkegel. Abdominaltergite kürzer als die Thoraxsegmente, ihr Ringwulst nur die hintere Tergithälfte einnehmend. Auf den Ringwülsten je 5 unregelmässige Tuberkelquerreihen und jederseits 4 bezw.3 lange Borsten. Endsegmente (fig. 23, b) ungefähr so lang wie das 7.und 8.zusammen, nicht ganz doppelt so lang

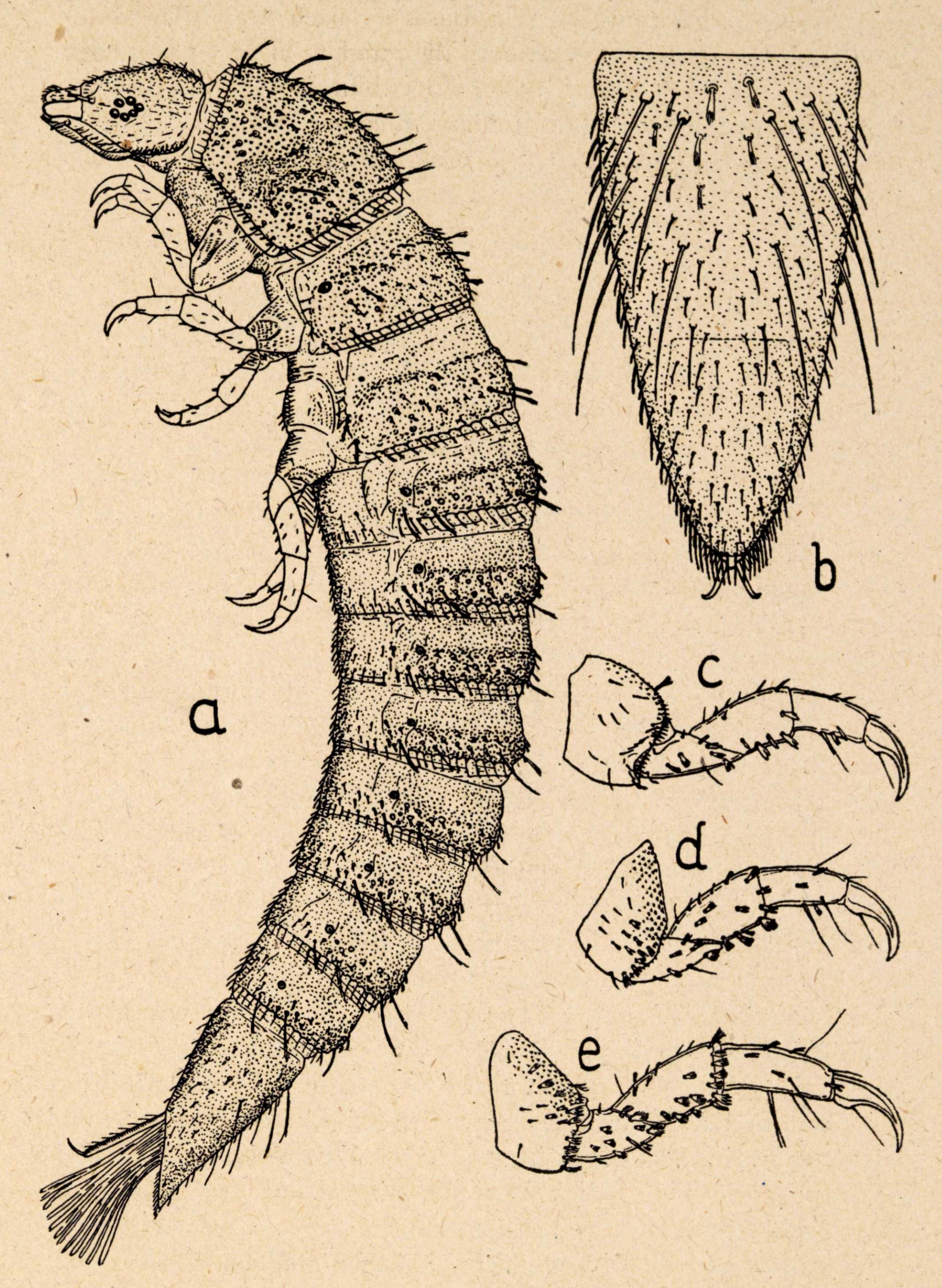


Fig. 23.—Erwachsene Larve von *Riolus cupreus*. *a*), Habitusbild; *b*), Endsegment in Dorsalansicht (Analklappe punktiert eingetragen); *c*), Vorderbein; *d*), Mittelbein; *e*), Hinterbein.

wie an der Basis breit, von der Basis an nach hinten allmählich konisch verengt, terminal schmal abgerundet, nicht ausgerandet; sein Tergit in den beiden basalen Dritteln dicht granuliert und mit Tuberkeln besetzt, mit 5 Paaren langer Borsten, das Enddrittel fast glatt, nur kurz, terminal an den Seiten aber sehr dicht beborstet. Analklappe nicht ganz halb so lang wie das Endsegment, ziemlich schmal, distalwärts verjüngt, terminal stumpf

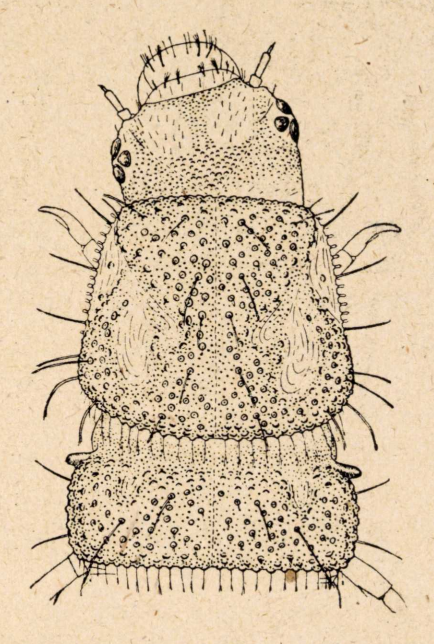


Fig. 24.—Vorderkörper der erwachsenen Larve von *Riolus cupreus*.

zugespitzt und mit zwei ziemlich langen krallenförmigen Anhängen versehen, die das Abdomenende überragen.

Beine (fig. 23, c-e) kurz und gedrungen, kürzer als bei *Helmis*, der Tibiotarsus nur beim 3.Paar so lang wie das Femur, sonst etwas kürzer als dieses. Klaue kräftig, an den Vorder— und Mittelbeinen so lang wie der Tibiotarsus, am Hinterbein etwas kürzer als diesser.

Die einzelnen Larvenstadien lassen sich folgendermassen unterscheiden:

1. *Stadium*: 1 mm. Integument granuliert, noch ohne Tuberkeln. Eizahn als Gruppe dicht gestellter Chitinzäpfchen am

Vorderteil der Frons entwickelt. Labrum mit 4 einfachen Borsten. Abdominaltergite mit einer Querreihe von 6 sehr kräftigen Borsten, diese lateral an Länge zunehmend, die Medianborsten spatelförmig und am Ende ausgefranst. Endtergit dorsal mit 3 Paaren, lateral in der Mitte mit 1 Paar langer Borsten.

2. *Stadium*: 1.5 bis 1.8 mm. Integument dicht granuliert. Labrum mit 6 einfachen Borsten. Abdominaltergite mit 1 Querreihe von 6 Tuberkeln, deren jeder eine sehr kräftige, dicke Borste trägt, die lateralen Borsten länger als die medialen. Beborstung des Endtergits wie im vorhergehenden Stadium.

3. *Stadium*: 1.8 bis 2.3 mm. Auftreten von Stigmennarben an der Körperseite und Tuberkeln auf der Rückenseite. Labrum mit 8 Borsten. Abdominaltergite mit je 3 Tuberkelquerreihen, von denen die vordere nur aus wenigen Tuberkeln mit flachen, am Ende ausgefransten Borsten besteht, die mittlere 8 bezw.6 lange, sehr kräftige Borsten trägt und die vollständige kaudale den Hinterrand säumt. Beborstung des Endtergits wie bei den vorigen Stadien.

4. *Stadium*: 2.7 bis 3 mm. Labrum mit 10 Borsten, davon 4 pinselförmig. Abdominaltergite mit 4 z.T.unregelmässigen Tuberkelquerreihen und 8 langen Dorsalborsten. Stigmenkegel bereits deutlich. Endtergit mit 3 Paaren langer Dorsalborsten, 1 Sublateral— und 1 Lateralborste.

5. *Stadium*: 3.8 bis 4 mm. Labrum mit 10 Borsten, davon 4 pinselförmig. Abdominaltergite mit 5 Tuberkelquerreihen, von diesen jedoch nur die orale und kaudale regelmässig; die mittlere Querreihe trägt 8 lange Borsten. Endsegment mit 5 Paaren langer Dorsalborsten, ein 6. Paar hinter der Mitte kürzer.

e. Die Larve von *Esolus parallelopipedus* Müll.

Körper schlank, depress, die Segmente jedoch seitlich nicht lappenförmig verbreitert, des Rücken regelmässig gewölbt (Figur 25, a). Habituell daher zwischen *Helmis* und *Riolus* stehend. Integument ziemlich dicht und grob granuliert, ausserdem mit grossen, borstentragenden Tuberkeln besetzt. Sämtliche Borsten sehr zart und pinselförmig. Die ganze dorsale Medianlinie in einem ziemlich breiten Streifen ausserordentlich dicht und sehr

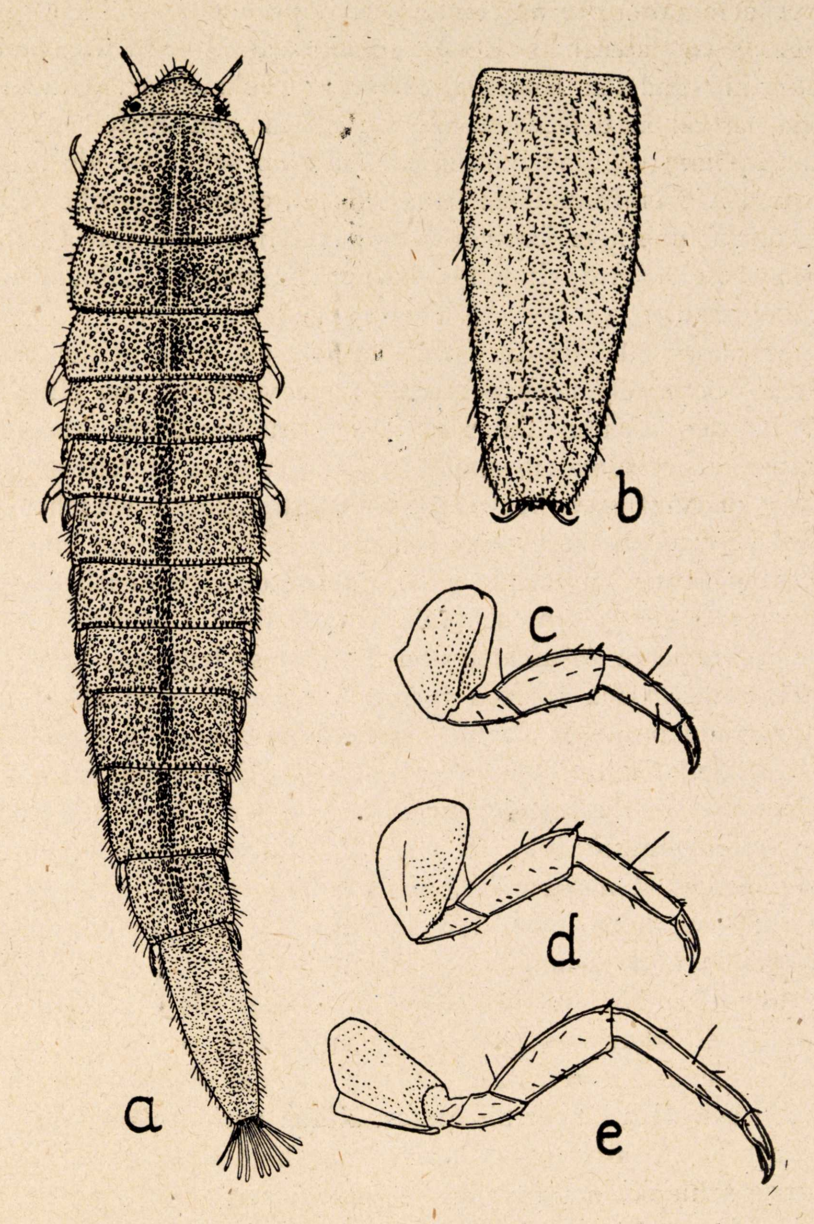


Fig. 25.—Die Larve von *Esolus parallelopipedus*. *a*), Habitusbild ; *b*), Endsegment in Dorsalansicht (Analklappe punktiert eingetragen) ; *c*), Vorderbein ; *d*), Mittelbein ; *e*), Hinterbein.

grob granuliert, so das der Körper mit einem Längsstreifen versehen erscheint. Färbung einheitlich bräunlich.

Kopf verhältnismässig klein, nur halb so breit wie der Prothorax, bis zu den Augen in diesen zurückziehbar. 5 dicht beisammen stehende Ocellen. 3.Fühlerglied und Stiftchen wenigstens so lang wie das Basalglied. Labrum schmäler als bei *Helmis* und *Riolus*. Mandibeln (vergl. fig. 4, c) ausgesprochen dreieckkig, mit sehr langer Lacinia mobilis. Lacinia und Galea der Maxillen (vergl. fig. 5, d) mit einfachen Börstchen. Labium auffallend schmal.

Prothorax fast um die Hälfte breiter als lang, seitlich ebenso wie die beiden folgenden Segmente nicht verflacht, am Hinterrande mit einer dichten Tuberkelreihe. Seitenrand der Abdominaltergite flach leistenartig abgesetzt, hinten kurz zipfelförmig verlängert und mit einer kräftigen, gefiederten Borste versehen, welche den Segmentgrenzenwinkel abdeckt. Die Tuberkel bilden auf den Abdominaltergiten nur am Hinterrande eine deutliche Querreihe. Endsegment sehr schlank, länger als die beiden vorhergehenden Segmente zusammen und 2.5 mal so lang wie breit, nach hinten nur schwach konisch verjüngt, terminal ziemlich breit abgestutzt und nur sehr flach ausgerandet, sodass die Hinterecken nur als kleine Zähnchen vorstehen, der Hinterrand mit einigen Fiederborsten. Analklappe nur etwa 1/4 der Länge des Endsegmentes einnehmend (fig. 25, b), nach hinten gerundet verengt, terminal schmal abgerundet, die krallenförmigen Anhänge verhältnismässig lang, etwa 1/3 so lang wie die Analklappe, das Körperende überragend.

Beine (fig. 25, c-e) bedeutend schlanker als bei *Riolus* und *Helmis*, besonders das letzte Paar auffallend schlank. Tibiotarsus des 1.und 2.Paares fast so lang wie das Femur, der des 3. Paares wesentlich länger als dieses. Klaue verhältnismässig klein, an den beiden vorderen Beinpaaren nur halb so lang wie der Tibiotarsus, am Hinterbein noch etwas kürzer.

Von dieser Art lagen mir nicht alle Larvenstadien vor, weshalb von deren Charakteristik abgesehen werden muss.

f. Die Larve von *Lathelmis volkmari* Panz.

Durch den auffallend schlanken, langgestreckten, walzenförmigen, nach hinten kaum verjüngten Körper von den übrigen Helminen-Larven stark abweichend (fig. 26, a). Erwachsene Larve bis 7.5 mm lang. Färbung einheitlich ziemlich dunkel bräunlich. Integument gleichmässig und ziemlich dicht raspelartig mit nach hinten gerichteten, zugespitzten, borstentragenden Tuberkeln besetzt, diese nicht in deutlichen Querreihen angeordnet. Am Hinterrand der Segmente befindet sich eine Reihe besonders grosser, spitziger Tuberkel.

Kopf verhältnismässig klein, etwa 2/3 so breit wie der Prothorax, dicht mit kurzen und dicken, zäpfchenartigen Borsten besetzt. 2.Fühlerglied verhältnismässig lang, leicht keulenförmig; das Endglied klein, kaum 1/5 so lang wie ersteres, von der 3mal so langen, neben ihm inserierenden Endborste überragt. Mandibeln (vergl. fig. 4, e) ziemlich kräftig mit 3 stumpfen Endzähnen und langer, allseits gefiederter Lacinia mobilis. Maxillen (Figur 26, b) schlank, die Lacinia ziemlich kurz und durch eine Reihe von 7 kräftigen, leicht krallenförmig gebogenen Borsten ausgezeichnet; ventrodistal besitzt die Lacinia einen stumpf gezähnten, spatelförmigen Fortsatz, der medial das Labium untergreift; die Galea kurz und gedrungen, mit einem pinselartigen Büschel einfacher Borsten. Maxillartaster gut entwickelt, einschliesslich des ringförmigen Basalgliedes 3gliederig. Labium verhältnismässig schmal, die Labialtaster mit zwei kurzen, rundlichen Gliedern.

Prothorax etwa 1/3 breiter als lang, nach vorn leicht verschmälert, über den Vorderwinkeln mit einem kurzen Schrägeindruck. Meso— und Metathorax quer, die Stigmenhöcker kleiner als bei den anderen Arten. Abdominalsegmente einander sehr ähnlich gestaltet, nach hinten zu allmählich an Breite abnehmend, aber auch noch das 8.deutlich breiter als lang, die Tergite der 4 ersten wenigstens im vorderen Teil mit erkennbarer Häutungsnaht. Stigmenhöcker nur bei den 3 vorderen Abdominalsegmenten von oben sichtbar, dann so weit ventral gerückt, dass sie in Dorsalansicht nicht mehr erkennbar sind. Endsegment nicht ganz doppelt so lang wie breit, nach hinten stark verjüngt, terminal

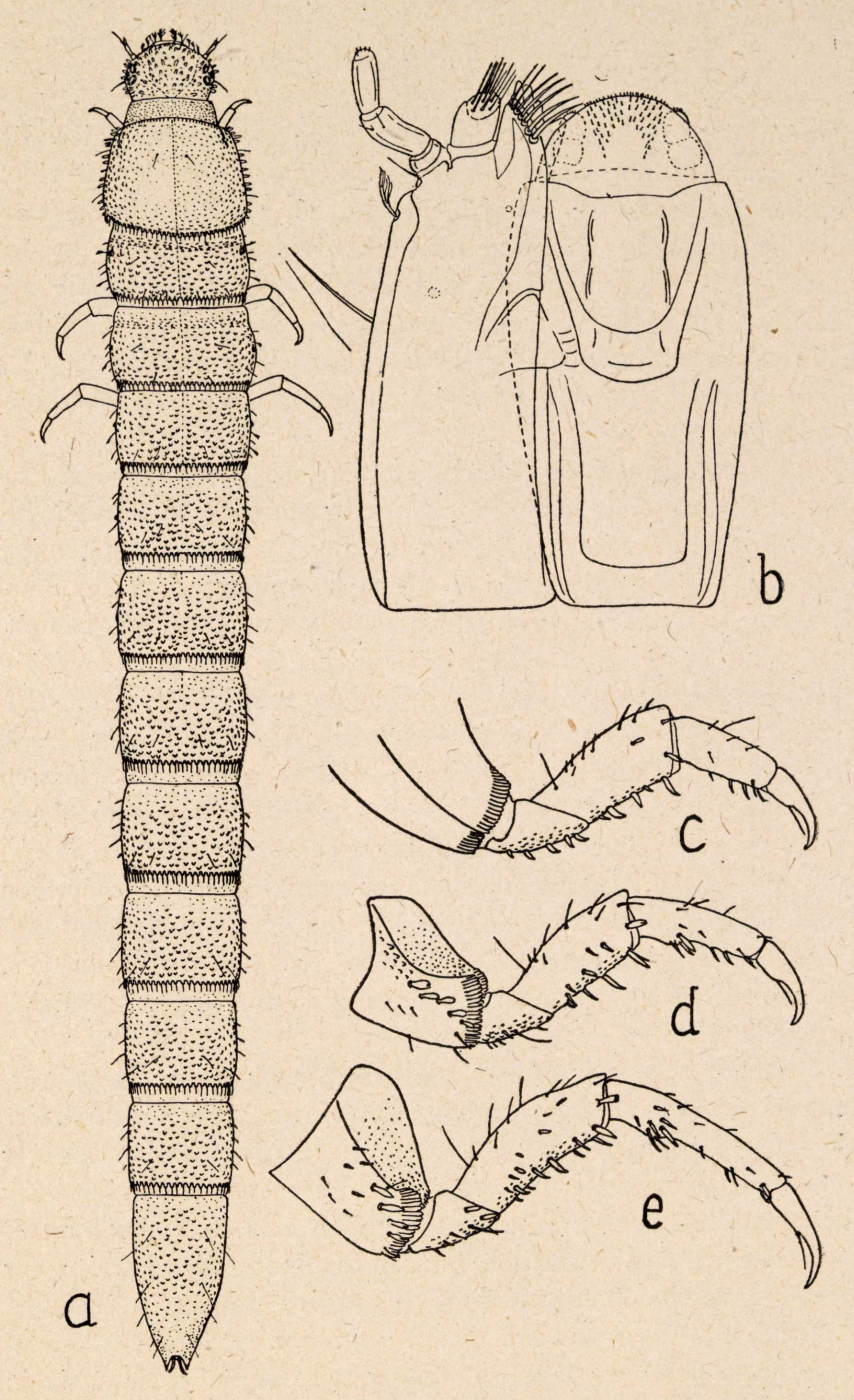


Fig. 26.—Die Larve von *Lathelmis volkmari* Panz. *a*), Habitusbild; *b*), Maxille und Labium; *c*), Vorderbein; *d*), Mittelbein; *e*), Hinterbein.

ausgeschnitten und in zwei spitzige Endzipfel auslaufend, diese etwas länger als an der Basis breit. Analklappe 2$^{1}/_{2}$ mal kürzer als das Endsegment, mit 2 ziemlich langen, dünnen Endkrallen, diese die Endzipfel des Segmentes kaum überragend.

Beine (fig. 26, c-e) durch die ventrale Granulation der Basalglieder und die auffallend kräftigen, stachelartigen Borsten ausgezeichnet. Krallen durchwegs kürzer als der Tibiotarsus. Vorderbeine ziemlich gedrungen, der Tibiotarsus etwas kürzer als das Femur. Mittelbeine etwas schlanker, der Tibiotarsus so lang wie das Femur, mit deutlicher Basalverdickung. Tibiotarsus der Hinterbeine auffallend schlank, länger als das Femur, ebenfalls mit deutlicher Basalverdickung, die Klauen wesentlich schlanker als bei den anderen Beinen.

Auch von dieser Art liegen mir nicht alle Larvenstadien vor.

g. Die Verpuppung

Zur Verpuppung begeben sich die Larven an Land, was anscheinend meist an trüben oder regnerischen Tagen, jedoch nicht bei Hochwasser geschieht. Sie suchen sich zu diesem Zwecke in der unmittelbaren Nähe des Ufers einen noch entsprechend feuchten, erdigen oder sandigen Platz aus und verkriechen sich hier in der obersten Bodenschicht, mitunter auch unter Steinen. Larven aus breiten Bächen wählen als Verpuppungsplatz häufig die Humusauflage von Felsblöcken, die auch bei Hochwasser inselartig aus dem Wasser ragen. Es wäre ihnen wohl auch nicht immer möglich, die weite, oft 10 und mehr Meter betragende (Entfernung von der Mitte des Gerinnes bis zum Ufer zu durchwandern.

Die Verpuppung erfolgt in den Hoch— und Spätsommermonaten, also im Juli, August und September, was auch mit den Angaben von Pérez (1863) für *Macronychus* sowie von Beling (1882) für *Helmis* und Bertrand (1939) für andere Arten übereinstimmt. Die Puppenruhe dauert höchstens 14 Tage, sodass man vorwiegend von August bis Anfang Oktober die frisch geschlüpften Imagines finden kann. Diese begeben sich sofort ins Wasser, um dort Zeit ihres Lebens zu bleiben.

Die Puppen, die sich durch je eine kräftige, lange Borste in

den Vorder— und Hinterwinkeln des Halsschildes sowie ein terminal gespaltenes Endsegment, dessen Form generische Unterschiede aufweist, auszeichnen, wurden erst kürzlich von Bertrand (1939) ausreichend beschrieben und abgebildet, sodass auf sie hier nicht weiter eingegangen werden muss.

RESUMEN

Contribución al conocimiento de la estructura y biología de los *Helminae* (Col. *Dryopidae*)

Las especies objeto de estudio en este trabajo fueron: *Riolus cupreus* Müll., *Helmis maugei aenea, Helmis latreillei* Bed., *Lathelmis volkmari* Panz. y *Esolus parallelopipedus* Müll.

Se explica la técnica empleada para conservar vivos los insectos en cápsulas planas de vidrio, con capacidad, aproximadamente, de 50 cm³ de agua, en los que se introduce una piedrecita con algas incrustadas o un tronquito de musgo, también con algas, que suministran sostén y alimento a los insectos. Se observaron los *Helminae*, cuya distribución es casi mundial, en aguas de corriente rápida, así como en manantiales, y en algunas ocasiones también en zonas de oleaje o en las orillas de lagos. Suelen hallarse encima y debajo de piedras, así como dentro de musgos acuáticos. Son incapaces de nadar. La reacción a la luz está estrechamente relacionada con la necesidad de mayor o menor temperatura por parte de las distintas especies; las temperaturas del agua pueden variar de 2 a 28°. Tanto los imagos como las larvas son muy sensibles al desecamiento, pese a su sólido caparazón de quitina. Dentro del estudio de su anatomía se dió especial atención a los órganos digestivos y al sistema traqueal, ya que ambos afectan especialmente a la biología, y su conocimiento aclara las funciones vitales fijadas a las particularidades del ambiente. Tratando los órganos bucales, se describe la estructura de la lacinia y de la galea, que aparecen casi fusionadas para formar una terminación ventral y lateral plana de la boca que facilita la ingestión del alimento finamente granulado, como algas unicelulares, pudiendo expulsar al mismo tiempo el agua como por una criba.

A continuación se hace un estudio comparado del aparato di-

gestivo, que varía en cada una de las especies. El proventrículo suele presentar un revestimiento de cerditas o espinas, cuya función es el desmenuzamiento de la parte dura del alimento. *Helmis* posee, en lugar de estas cerditas o espinas, una débil pilosidad que no permite la digestión de partículas duras, y sólo con ayuda de su débil musculatura consigue, por frotamiento, digerir las partículas blandas del alimento previamente masticado. Las larvas, con su mayor necesidad de alimento, digieren rápidamente en comparación con los imagos, que comen menos y digieren perezosamente.

Entre las plantas alimenticias enumeradas figuran Diatomeas, Desmidiaceas (*Oocardium*), Cyanophyceas (*Rivularia*) y Chlorophyceas, o sea, principalmente algas que forman costras. Los Bryozoos son utilizados, en ocasiones, como alimento suplementario animal.

El aparato respiratorio de las larvas se estudia con gran detalle, dando medidas de los estigmas y explicando, con ayuda de figuras, el sistema traqueal y el órgano branquial. Se subraya que las larvas, hasta el 4.º estado, son branchipnéusticas (que respiran por branchias traqueales) y no apnéusticas, como afirman erróneamente otros autores. Respiración cutánea sólo tiene lugar en larvas del 1.er estado cuando aún es blanda la cutícula. Las larvas del 5.º estado se destacan por presentar unas ampollas en las tráqueas, sobre cuya función difiere el criterio de los anteriores autores. Aquí se interpretan tales ampollas como depósitos de oxígeno. Sigue luego la descripción del sistema traqueal y de la respiración de los imagos, en cuyas tráqueas no se encuentran ampollas para el oxígeno. Según el conjunto de la estructura se evidencia que la función respiratoria en los *Helminae* corresponde principalmente a la parte anterior del cuerpo. En cuanto a la pilosidad que se observa en el lado ventral del mismo, el autor acentúa la gran importancia que representa para la respiración: impermeable al aire y al agua, retiene, sin embargo, en su superficie las burbujas de aquél, y como el revestimiento piloso está como agujereado por numerosos espacios facilita la respiración a manera de estigmas. De nuevo, al estudiar la respiración de los imagos, cita el autor criterios erróneos sobre este tema, dando a conocer los resultados por él obtenidos a base de minuciosas observaciones y estudios. El capítulo de la reproducción está dedicado

a la cópula, oviposición y desarrollo de las larvas. Los huevos de *Helmis maugei aenea* son relativamente grandes (0,35-0,40 mm. y 0,22-0,25 mm. de anchura), y su número, por tanto, es reducido: en una ♀ se suelen encontrar de 4 a 6, raras veces hasta 10 huevos maduros, y aunque el período de la oviposición alcanza varios meses, el total de los huevos depositados no pasa de 50 ó 60. Este relativamente escaso número de descendientes se explica por el hecho de que los *Helminae* tienen muy pocos enemigos, debido al duro caparazón que poseen tanto larvas como imagos de *Helmis* y *Riolus*. Por esta razón el parasitismo en ellos se desconoce, y en la literatura sólo aparecen citados el *Pteromalus macronychivorus* Pérez (Hym.) como parásito de *Macronychus quadrituberculatus* Müll. El desarrollo embrional tarda aproximadamente quince días; la duración del desarrollo larvario varía, naturalmente, según los diferentes factores externos (temperatura, alimentación), durando normalmente un año. Después de la invernación, las larvas pasan a la pupación. Siguen amplios detalles acerca de las larvas de cada una de las especies citadas y, finalmente, las observaciones sobre la pupación, para la cual sale la larva del agua buscando un lugar arenoso, húmedo, cerca de la orilla, escondiéndose en la capa superior del suelo, a veces debajo de piedras. El descanso pupal dura a lo sumo quince días, y desde agosto hasta principios de octubre pueden encontrarse imagos recién salidos que se trasladan inmediatamente al agua para permanecer allí el resto de su vida. El imago puede vivir aproximadamente un año, así que se extiende todo el ciclo de desarrollo sobre dos años.

Literaturverzeichnis

BELING, TH.

1882. «Beitrag zur Biologie einiger Käfer aus der Familie *Dascyllidae* und *Parnidae*». *Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 32,* 437-442.

BERTRAND, H.

1936. «Captures et élevages de Larves de Coléoptères aquatiques». *Ann. Soc. ent. Fr., 105,* 213-238.

BERTRAND, H.

1939/40. «Les Larves et Nymphes des *Dryopides* paléarctiques». *Ann. Sci. nat. Paris,* (11), *2,* 299-412

BOLLOW, H.

1938. «Monographie der palärktischen *Dryopidae*». *Mitt. münch. ent. Ges.*, *28*, 147-187 ; *29*, 1939, 109-145 ; *30*, 1940, 24-71 ; *31*, 1-88 (wird fortgesetzt).

BÖVING, A. G. & CRAIGHEAD, F. C.

1931. «An illustrated Synopsis of the principal Larval Forms of the order Coleoptera». Brooklyn.

BREHM, V., & RUTTNER, F.

1926 «Die Biocönosen der Lunzer Gewässer». *Int. Rev. Hydrobiol.*, *16*, 330-392.

BROCHER, F.

1912. «Recherches sur la respiration des insectes aquatiques adultes : Les Elmides». *Ann. Biol. lacustre*, *5*, 136-179.

DEGORS, A.

«La pêche des *Elmis*». *Feuille jeun. Natural*, (3), *26*, Nr. 306, 120

DUFOUR, L.

1835. «Recherches anatomiques sur les genres Macronique et Elmis». *Ann. Sci. nat. Paris*, (4), *15*.

DUFOUR, L.

1862. «Études sur la larve du *Potamophilus*». *Ann. Sci. nat. Paris*, *4*, 162-173.

DUFOUR, L.

1862. «Une larve présumée de *Macronychus*» *Ann. Sci. nat. Paris*, *4*, 226-228.

ERICHSON, D. W.

1841 «Zur Systematik der Insektenlarven». *Arch. Naturgesch.* Berlin, 7, 60-204.

HINTON, H. E.

1935. «Notes on the *Dryopoidea*» *Stylops*, *4*, 167-169.

HINTON, H. E.

1940. «A Monographic Revision of the Mexican Water Beetles of the Family *Elmidae*. *Novit. Zool.*, *42*, 217-396.

HUBAULT, M.

1927. «Contribution à l'étude des Invertébres torrenticoles». *Bull. Biol. France-Belg.*, Suppl., 1-390.

KARNY, H. H.

1934 «Biologie der Wasserinsekten», Wien.

KOLENATI, P.

1860. «Die Larve von *Elmis maugei* Latr.» *Wien. entom. Monat.*, *4*, 88.

LABOULBENE, A.

1870. «Sur la larve de l'*Elmis*». *Ann. Soc. ent. Fr.*, *4*, 404-416

LAMPERT, K.

1925. «Das Leben der Binnengewässer». *3. Aufl.*, Leipzig.

LATASTE, F.

1897. «Présentation d'une larve de Pseudo-Névroptêre d'aspect crustacéen». *Act. Soc. Sc. Chili*, *7*, Mem., 103-106.

MATHESON, R.

1914. «Life-history notes on two Coleoptera, *Parnidae*». *Canad. Ent.*, *46*, 185-189.

MEIXNER, J.

1933/36. «Coleoptera in: Kückenthal - Krumbach. *Handb. Zool.*, *4/2*, Berlin.

PÉREZ, A.

1863. «Historie des metamorphoses du *Macronychus quadrituberculatus* et de son parasite». *Ann. Soc. ent. Fr.*, (4), *3*, 621-636.

POPOVICI-RAZNOSANU, A.

1928. «Sur la prétendue adaption morphologique des larves à la vie rhéophile» *Bull. Biol. France-Belg.*, *62*, 126-148.

REITTER, E.

1911. «Fauna germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. 3.Bd, Stuttgart.

ROLPH, W.

1874. «Beitrag zur Kenntnis einiger Insektenlarven». *Arch. Naturgesch. Berlin*, *40*/1, 1-40.

SANDERSON, M. W.

1938. «Monographic Revision of the American Species of *Stenelmis*». *Bull. Sc. Univ. Kansas*, *25*, 635-717.

SEGAL, B.

1933. «The hind wings of some *Dryopidae* in relation to habitat. *Ent. News Philad.*, *44*, 85-88.

STEINMANN, P.

1914. «Praktikum der Süsswasserbiologie. I. Die Organismen des fliessenden Wassers». *Samml. naturw. Praktika*, *7*, Berlín.

SUSSKIND, M. E. CIMINI.

1936. «A Morphological Study of the Respiratory System in various Larval Instars of *Stenelmis sulcatus* Blatchley». *Pap. Mich. Acad. Sci. L.*, *21*, 697-714.

ULLRICH, J. G.

«Unveröffentlichte Dissertation über die Atmungsorgane der Dryopiden-Larven». Univ. Wien.

WEBER, H.

1933. «Lehrbuch der Entomologie». Jena.

WEST, L. S.

1929. «A preliminary study of larval structure in the *Dryopidae*» *Ann. Ent. Soc. Amer. Columbus*, *22*, 691-727.

WEST, L. S.

1929. «The Behaviour of *Macronychus glabratus* Say.». *Ent News Philad.*, *40*, 171-174.

